



저작자표시-비영리-변경금지 2.0 대한민국

이용자는 아래의 조건을 따르는 경우에 한하여 자유롭게

- 이 저작물을 복제, 배포, 전송, 전시, 공연 및 방송할 수 있습니다.

다음과 같은 조건을 따라야 합니다:



저작자표시. 귀하는 원저작자를 표시하여야 합니다.



비영리. 귀하는 이 저작물을 영리 목적으로 이용할 수 없습니다.



변경금지. 귀하는 이 저작물을 개작, 변형 또는 가공할 수 없습니다.

- 귀하는, 이 저작물의 재이용이나 배포의 경우, 이 저작물에 적용된 이용허락조건을 명확하게 나타내어야 합니다.
- 저작권자로부터 별도의 허가를 받으면 이러한 조건들은 적용되지 않습니다.

저작권법에 따른 이용자의 권리는 위의 내용에 의하여 영향을 받지 않습니다.

이것은 [이용허락규약\(Legal Code\)](#)을 이해하기 쉽게 요약한 것입니다.

[Disclaimer](#)

농학석사 학위논문

이산화탄소 농도 처리에 따른
수종별 형태적·생리적 특성 및
점진적 질소 제한에
대한 연구

Species-Specific Morphological and
Physiological Characteristics and
Progressive Nitrogen Limitation
under Elevated CO₂ Concentration

2018 년 8 월

서울대학교 대학원

산림과학부 산림환경학 전공

송 우 경

초록

점진적 질소 제한(Progressive Nitrogen Limitation; PNL)은 이산화탄소 시비 효과로 생산성의 증가가 단기적인 현상일 것이며 식물이 토양에서 더 많은 질소를 사용하게 되어 생태계의 질소가 부족해지고 이는 다시 생태계 생산성 감소로 이어진다는 내용을 담고 있다. 이번 연구는 2009년에 식재된 우리나라를 대표하는 소나무(*Pinus densiflora*), 물푸레나무(*Fraxinus rhynchophylla*), 팔배나무(*Sorbus alnifolia*), 상수리나무(*Quercus acutissima*)를 장기간 미래 대기 환경에 노출시켜, CO₂ 농도 증가가 수종들의 성장과 생리적 특성에 미친 영향을 정량화 하고, 산림의 생산성 증가가 점진적 질소 제한으로 인한 일시적인 결과인지 혹은 지속적인 생산성의 증가가 일어날지 알아보기 위해 수행하였다.

2010년부터 OTC 온실 내부에 대기 중 CO₂ 폭로를 시작한 이후, 매년 직경과 수고 성장량을 쏘아 현재의 직경과 수고 합을 분석하였다. 2017년 직경은 모든 수종에서 이산화탄소 시비효과로 대조구보다 온실에서 직경이 커졌다. 연도별 반응은 모든 수종에서 2012년 이후 CO₂ 농도에 따른 직경 성장에 차이가 발생하지 않았다. 수고의 경우 상수리나무를 제외한 모든 수종에서 CO₂ 폭로로 인한 수고에 차이가 나타났다. 직경 성장과 유사하게 2013년 소나무를 제외하고는 2012년 이후 CO₂ 농도에 따른 수고 성장 차이가 발생하지 않았다. 광합성 특성에서 최대 광합성 속도는 CO₂ 농도에 따른 온실 수준에서 평균 변화 차이가 2013년 한번 발생했다. 최대 카르복실화 속도는 폭로 초반에는 온실별 차이가 없었지만 그 이후 2016년 이후 고농도의 CO₂ 온실에서 대조구보다 낮아 지는 것을 확인하였다. 최대 전자전달 속도에서도 최대 카르복실화 속도와 비슷하게 CO₂ 폭로 기간이 길어질수록 감소했다. 엽중량비는 대체적으로 온실에서 더 높았으나 상수리나무는 반대로 대조구보다 온실에서 낮았다. 잎의 전질소 함량도 CO₂ 폭로 초반에는 차이가 없었지만 2016년 이

후 온실 내 CO₂ 농도가 증가함에 따라 급격히 감소하였다. 2017년 토양의 질소를 분석한 결과, CO₂ 폭로 농도에 따른 온실별 토양의 질소 차이는 대조구보다 3개의 온실이 현저히 낮았고 약 63% 차이가 났다. 따라서 줄어든 잎 전질소량과 낮은 토양 질소량이 이산화탄소 시비 효과를 상쇄한 것으로 보이며, 이를 통해 산림토양을 사용한 이번 연구에서 점진적 질소 제한이 일어나는 것으로 판단된다.

주요어 : 기후 변화, 탄소 시비효과, 점진적 질소 제한, 상부 개방형 온실, 광합성 특성, 질소

학 번 : 2016-22739 송우경

목 차

초 록	i
List of tables	v
List of Figures	vi
제 1 장 서 론	1
제 2 장 재료 및 방법	4
2.1 연구 대상지	4
2.2. 생장량	5
2.3. 광합성 특성	5
2.4. 엽중량비와 잎의 전질소 함량	7
2.5. 토양 질소 분석	7
2.6. 통계 분석	8
제 3 장 결 과	9
3.1. 생장	9
3.1.1. 직경 생장	9
3.1.2. 수고 생장	13
3.2. 광합성 특성	17
3.2.1. 최대 광합성 속도	17
3.2.2. 최대 카르복실화 속도	19

3.2.3. 최대 전자전달 속도	21
3.3. 엽중량비(LMA; Leaf Mass per Area)	24
3.4. 전질소	27
3.4.1. 잎의 전질소	27
3.4.2. 토양의 전질소	29
 제 4 장 고 찰	 31
 제 5 장 결 론	 36
 참고문헌	 37
 Abstract	 48

표 목 차

[Table 4.1]	Annual Diameter growth from 2010 to 2017	11
[Table 4.1 (continued)]	Annual Diameter growth from 2010 to 2017	12
[Table 4.2]	Annual Height growth from 2010 to 2017	15
[Table 4.2 (continued)]	Annual Height growth from 2010 to 2017	16

그림 목차

[Fig. 4.1]	The accumulation of average diameter growth	10
[Fig. 4.2]	The accumulation of average height growth	14
[Fig. 4.3]	Maximum photosynthesis rate (A_{\max})	18
[Fig. 4.4]	Maximum carboxylase activity of Rubisco ($V_{c_{\max}}$)	20
[Fig. 4.5]	Maximum capacity for photosynthetic electron transport (J_{\max})	22
[Fig. 4.6]	Leaf Mass per Area	25
[Fig. 4.7]	Leaf Total Nitrogen	28
[Fig. 4.8]	Soil Total Nitrogen	30

제 1 장 서 론

대기 중 CO₂ 농도 상승은 지난 반세기 동안 지구 대기의 가장 잘 알려진 변화 중 하나이다(Prentice et al. 2001). CO₂ 농도 증가의 주요 원인은 인간의 무분별한 화석연료 사용과 산림파괴에 기인하며, 이는 광합성 및 생장을 촉진하여(Kimball & Idso 1983; Drake, González-Meler & Long 1997; Ainsworth & Long 2005; Zaehle et al. 2014) 생태계의 생산성을 높이는데 직접적인 영향(Norby et al. 2005; McCarthy et al. 2010; Dieleman et al. 2012; Franks et al. 2013)을 미치는데, 이를 흔히 이산화탄소 시비효과라고 한다(Norby et al., 1995). 하지만 이러한 이산화탄소 시비효과가 계속 유지될 지는 의견이 분분하다(McKane et al. 1997; Hagedorn et al. 2000; Hungate et al. 2003). 일반적으로 육상 생태계의 생산성은 토양의 양분유효도에 영향을 받는다(Huang et al., 2015). 하지만 이산화탄소 시비효과가 식물의 생장을 촉진하면 과도한 양분 사용으로 인해 토양의 양분이 부족해져 생장에 필요한 양분 요구도를 충족 시키지 못하게 되고(Hungate et al. 2003; Wang & Houlton 2009) 이산화탄소의 시비 효과가 줄어들게 될 수 있다. 이와 같은 생태계 생산성 증가와 탄소저장 지속성 유지에 대해서는 아직 명확히 밝혀지지 않았다(Terrer et al. 2018).

초기 작은 규모의 온실에서 실시된 탄소 시비효과에 대한 결과가 실제 생태계에서 적용이 가능한지 문제가 제기되었으며(Curtis & Wang 1998; Norby et al. 1999), 상부개방형 온실과 대기 CO₂ 농축 실험(Free Air CO₂ Enrichment) 기술은 과거 화분과 성장상을 이용 하던 실험 설계의 단점을 보완하게 되었다(Hendrey et al. 1999; Norby et al. 1999). 실제 생태계와 유사한 환경인 상부 개방형 온실(Open Top Chamber)과 대기 CO₂ 농축 실험(Free Air CO₂ Enrichment)에서도 생산성 증가를 보여 주었고(McCarthy et al.

2010; Hungate et al. 2013; Talhelm et al. 2014), 탄소 시비효과가 산림 생산성을 약 23 % 증가시키는 것을 확인하였지만(Norby et al. 2005), 효과가 장기간 지속될지는 의문이 제기되었다. 특히, DukeFACE에서 실시된 탄소 시비효과와 토양 질소에 대한 실험(Finzi et al. 2002)과 Oak Ridge FACE의 질소 시비 실험을(Norby et al. 2005) 통해 탄소 시비효과로 인한 산림 생산성에 질소가 직접적인 제한요소임을 확인하였으며, 이로 인해 질소가 산림의 생산성에 미치는 영향과 그 역할에 대한 중요성이 부각되었다.

질소는 식물의 광합성 기관, 기능적·구조적 단백질을 구성하는 가장 중요한 요소로 보고되었다. 그 중 잎의 질소는 광합성능력 중 루비스코(Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco)의 활성을 나타내는 $V_{c_{max}}$ (최대 카르복실화 속도)와 암반응에서 CO_2 의 수용체인 리불로오스 이인산(Ribulose-1,5-bisphosphate, RuBP)의 재생산을 결정하는 J_{max} (최대 전자전달 속도)와 연결되어 있고(Evans & Seemann 1989) 더 나아가 산림의 생산성에도 연관되어 있다(Harley et al. 1992; Harrison et al. 2009). 하지만 장기간 고농도 CO_2 환경에 노출되면, 식물의 광합성 능력이 저하되는 저감(acclimation) 현상이 발생해 광합성률이 낮아지게 되고, 이러한 현상은 토양의 질소가 부족한 곳에서 더 자주 발견된다(Pettersson & McDonald 1994). 식물이 토양으로부터 흡수하는 질소 함량이 낮아지면, 잎의 질소 함량도 낮아지고 광합성이 감소하여, 이산화탄소 시비효과가 상쇄되는 보고가 있으며(Drake, González-Meler & Long 1997; Peterson et al. 1999b; Luo et al. 2004; Cai et al. 2018), 이러한 현상을 통해 점진적 질소제한 가설로 연결된다.

점진적 질소 제한(Progressive Nitrogen Limitation; PNL)은 이산화탄소 시비 효과로 생산성의 증가가 단기적인 현상일 것이며, 식물이 토양에서 더 많은 질소를 사용하게 되어 생태계의 질소가 부족

해지고, 이는 다시 생태계 생산성 감소로 이어진다는 내용을 담고있다(Oren et al. 2001; Luo et al. 2004; Finzi et al. 2007; Lukac et al. 2010). 즉, 고농도 CO₂로 인한 산림 생산성 증가 효과가 토양 질소 부족으로 인해 억제될 수 있음을 암시한다(Feng et al. 2015). Reich et al. (2006)와 Feng et al (2015)의 실험을 통해 탄소 시비효과의 제한이 질소 부족으로 인한 현상임을 확인할 수 있었고, 점진적 질소 제한 현상은 고농도 CO₂ 환경이 장기간 유지되면 더 두드러질 것으로 예상된다(Rütting 2017).

현재 우리나라에서 고농도 CO₂ 환경에 수목을 장기간 이용한 연구는 극히 제한적이고, 실제 생태계와 유사한 FACE 실험(Hebeisen et al. 1997; Miglietta et al. 2001; McCarthy et al. 2010; Norby & Zak 2011) 혹은 상부 개방형 온실(Drake et al. 1989; Leadley & Drake 1993; Taylor et al. 2001) 같은 대규모 공간에서 장기간 이루어진 실험은 부족한 상태이다. 2009년 8월부터 국립산림과학원 산림생명 자원부에 설치된 상부 개방형 온실을 이용하여 실험이 시작되었다. 본 연구에서는 9년간의 CO₂ 폭로를 통해 수종별 형태적·생리적 반응에 대해 조사하고자 한다.

이번 연구의 목적은 첫째, 우리나라에 자생하는 소나무, 물푸레나무, 상수리나무, 팔배나무를 장기간 미래 대기 환경에 노출시켜 CO₂ 농도 증가가 따른 수종들의 생장과 생리적 특성 반응을 비교하여 보고, 둘째, 산림의 생산성 증가가 점진적 질소 제한으로 인한 일시적인 결과인지 혹은 탄소 시비효과로 인해 지속적인 생산성의 증가가 일어날지 구명하고자 한다.

제 2 장 재 료 및 방 법

1. 연구 대상지

본 연구는 경기도 수원시 권선구에 위치한 국립산림과학원 산림생명자원부 (북위 37°15' 04", 동경 126° 57' 29")의 상부 개방형 온실 3개동과 약 10m 정도 떨어진 외부의 대조구를 대상으로 하여 수행되었다. 상부 개방형 온실은 직경 10m, 높이 7m의 10각형 구조물로 제작되었으며, 상부 개구율은 75% 이상 유지하도록 45° 각도의 지붕으로 구성되어 있다. 외부는 광 투과율이 약 88 %이며 비중이 작고 내약품성 및 내수성이 우수한 성질을 가진 Polyolefin(PO) 필름을 0.1 mm 두께로 사용하였다(이재천 et al. 2012).

온실의 대기 중 CO₂ 농도는 현재 대기 중 CO₂ 농도(온실 1번, AAx1)와 IPCC 시나리오에 의해 2050년 대기 중 CO₂ 농도로 예상되는 현재 농도의 1.4배 처리구(온실 2번, AAx1.4)와 2070년 예상되는 현재 농도의 1.8배 처리구 (온실 3번, AAx1.8)로 설정되었고 (Stocker et al. 2013), 온실효과를 확인하기 위하여 외부에 대조구를 설치하였다. 온실 내 CO₂ 공급 장치는 순수 액화 탄산가스와 대기 공기를 혼합하여 공급하는 송풍기(풍량 9000CMH, 2.2kW)와 공급 배관으로 구성되어 있다. CO₂ 농도는 적외선 가스 분석기(ZRH type, Fuji Electric Systems Co. Ltd., Japan)로 측정되었으며 온실 내부의 공급 값은 지표면으로부터 2.5m 높이의 공기를 4곳에서 채취하여 개별 독립된 박막 펌프에 의해 적외선 가스 분석기(ZFP9 type, Fuji Electric Systems Co. Ltd., Japan)으로 보내진 다음, PID(Proportional Integral Differential) 연산을 통하여 필요한 CO₂ 값만큼 전류를 자동 조절밸브(Mass Flow Controller, MFC)로 조절 후, 송풍기를 통하여 공급된다(이재천 et al. 2012).

3개의 온실과 대조구에는 2009년 9월부터 우리나라에서 자생하는

온대 수종 중 채종원 및 클론 보조원 조성을 위해 접목한 4년생 소나무(*Pinus densiflora*), 2년생 물푸레나무(*Fraxinus rhynchophylla*), 2년생 팔배나무(*Sorbus alnifolia*), 2년생 상수리나무(*Quercus acutissima*)가 동일 클론으로 각 3 그루씩 반복 식재되어있다.

2. 생장량

생장의 경우, 2009년 9월 식재 후, 2010년 5월부터 측정을 처음 시작하였다. 연도별 생장량의 경우, 다음 해 초기 생장과 전년도 마지막 생장의 차이가 없음을 확인하고 생장이 시작하는 시기인 측정값(4월 중순)과 생장이 끝나는 시기의 값(10월 말)의 차를 이용하여 구하였다.

생장 측정에서 수고는 수고 측정봉(A-15, SENSIN Industry Co., LTD., Japan)을 이용하여 측정하였고, 직경은 토양으로부터 일정한 높이에 표시한 지점(근원경 위 10 cm)을 디지털 방식의 버니어 캘리퍼스(CD-10CPX, Mitutoyo, Kawasaki, Japan)로 2회 반복 측정하여 평균값을 사용하였다. 예외적으로 2016년부터 소나무와 물푸레나무는 직경이 커 직경 테이프(F10-02DM, KDS, Malaysia)를 이용하여 측정했다.

3. 광합성 특성

수종별 잎의 광합성 특성은 휴대용 광합성 측정 장비인 LI-6400(LI-Cor, Inc., Lincoln, NE, USA)을 이용하여 측정하였다. 2013년부터 2016년까지는 생장이 활발한 6~8월 중 연 1회 측정하였으며, 2017년의 경우 6, 7, 8월 측정하였고 온실 안 식재된 모든 개체 중 잎 하나를 선택하여 측정하였다. 광합성 측정 대상 잎은 광량

이 충분한 양엽으로 측정하였으며, 모든 측정 시간은 오전 8시부터 12시까지, 오후 3시 이후 기공개폐에 영향을 받지 않는, 수분 스트레스가 없는 상태에서 측정하였다.

잎의 온도는 25℃로 설정하였고, 상대습도는 55%~ 60%로 설정하여 안정화 시킨 다음 측정을 시작하였다. 잎의 면적은 소나무를 제외한 모든 수종에서 6cm²로 설정하였고, 소나무는 모든 측정을 마친 후 실제 측정된 엽면적을 측정하여 재계산하였다.

광반응 곡선(Light Response Curve)은 잎에 조사되는 빛의 강도를 순차적으로 달리하여 측정된 광합성 속도를 통하여 도출되었으며, 모든 온실에서 다음의 동일한 순서를 이용하였다: 1400, 1200, 1000, 800, 600, 400, 200, 100, 75, 50, 25, 0, 1200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. 공급 CO₂ 설정은 각 온실의 기준 이산화탄소 농도로 설정하였다. 대조구와 온실 1번의 경우, 400 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 온실 2번, 3번은 각각 560, 720 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 로 Sampler CO₂를 설정하였다. 최대 광합성 속도 (A_{max})는 광반응 곡선을 통해 온실 이산화탄소 농도에서 광포화 상태일 때 측정한 광합성량으로 추정하였다(Taiz and Zeiger, 2010).

A/C_i 곡선에서 광량은 광반응 곡선을 통해 광 포화점을 나타내는 광량(1200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)을 확인 후 설정하였다. 이 후 A/C_i 곡선을 측정하기 위한 이산화탄소 농도 변화는 대조구와 온실 1번의 경우 다음 순서로 Reference CO₂를 변화하였다: 400, 300, 200, 100, 75, 50, 25, 0, 400, 400, 600, 800, 1000, 1200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. 온실 2번의 이산화탄소 농도 변화는 560, 400, 300, 200, 100, 75, 50, 25, 0, 560, 560, 800, 1000, 1200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 온실 3번의 이산화탄소 농도 변화는 720, 600, 400, 300, 200, 100, 75, 50, 25, 0, 720, 720, 1000, 1200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 로 설정하였다. 최대 카르복실화 속도($V_{\text{C}_{\text{max}}}$)와 최대 전자전달 속도(J_{max})는 Sharkey (2016)에 의해 개발된 버전 2.0 모델 엑셀(Excel) 시트를 이용하여 도출하였다.

4. 엽중량비와 잎의 전질소 함량

광량이 충분한 양엽을 대상으로 한 광합성 측정이 끝난 잎과 같은 가지에서 2개의 잎을 추가로 채취하였다. 잎의 면적은 휴대용 엽면적 측정기인 LI-3000C(LI-Cor, Inc., Lincoln, NE, USA)로 측정하고, 그 이후 실험실에서 70℃ 건조기에서 72시간 이상 건조하여 무게를 측정하였다.

엽중량비는 건조된 잎의 무게(g)를 면적(m²)으로 나누어 계산하였다. 그 이후 건조된 잎을 균질화하기 위해 파쇄기를 이용하여 (FastPrep-24, MP Biomedicals, Solon, OH, USA) 분쇄하고, 잎의 전질소 함량은 서울대학교 농생명과학공동기기원(NICEM)에서 CHNS-Analyzer Flash EA 1112 (Thermo Electron Corporation, USA)를 이용하여 분석하였다.

5. 토양 질소 분석

OTC 토양은 2009년 나무를 식재하기 전 모든 처리구의 토양 특성을 동일하게 조절하기 위하여, 기존의 토양을 지면으로부터 1m 깊이까지 굴착하여 동일 지역의 산림토양으로 교체되었고, 지표면에서 30cm 깊이의 토양은 산림토양, 모래가 각각 1:1로 혼합되어있다 (이재천 et al. 2012). 2017년 9월 대조구와 처리구에서 각각 무작위로 선정된 5개 지점에서 0 ~ 5cm 깊이의 토양을 채취한 후, 상온에서 3일 풍건한 후 서울대학교 농생명과학공동기기원(NICEM)에서 CHNS-Analyzer Flash EA 1112 (Thermo Electron Corporation, USA)를 이용하여 분석을 진행하였다.

6. 통계분석

온실효과를 확인하기 위하여 온실 1번(Ambient Atmosphere x1)과 대조구(Ambient control)는 T-test를 실시하여 비교하였다. 이산화탄소 농도에 의한 차이를 확인하기 위하여 온실과 수종의 처리구에 대한 생장과 광합성, 잎과 토양의 전질소 함량 분석은 이원분산분석(Two-way ANOVA)를 이용하여 분석하였다. 각 온실 내에서 수종간의 생장, 광합성 특성, 잎과 토양의 전질소 함량에 대한 평균 차이 분석은 분산분석(ANOVA)을 실시하였다. 이를 통해 유의한 차이가 나타날 경우 처리구간 비교는 Duncan을 이용하여 사후분석 하였다. 모든 통계 분석은 R 통계 프로그램(ver. 3.3.2, R Core Team, 2016)을 이용하였다.

제 4 장 결 과

1. 생장

1.1. 직경 생장

OTC 온실 내부에 대기 중 CO₂ 농도를 조절하여 폭로를 시작한 이후, 매년 직경 생장량을 쌓아 현재까지 직경 생장량의 합을 나타내었다(Fig. 4.1). Table 4.1는 이산화탄소 폭로 이후 측정된 연도별 직경 생장량을 정리하여 나타내었다.

온실효과를 확인하기 위하여 대조구(Ambient control)와 온실 1번(AAx1)을 분석한 결과, 모든 수종에서 2017년 직경에서 온실효과로 인한 생장 차이가 없음을 확인하였다. 연도별·수종별 온실효과로 인한 직경 생장을 분석한 결과, 모든 수종에서 온실효과로 인한 차이를 보이지 않았다(minimum $P=0.492$).

현재까지 누적된 이산화탄소 시비효과를 보기 위하여 온실별·수종별 직경을 비교하였다. 모든 수종에서 고농도 CO₂에 의한 탄소 시비효과로 온실 1번보다 직경이 커졌지만 통계적으로 유의하지 않았다(minimum $P=0.139$). 소나무의 경우, 온실 3번(AAx1.8; $181.3 \pm 13.5\text{mm}$)에서 가장 컸으며, 온실 1번(AAx1; $144.7 \pm 15.1\text{mm}$)에 비하여 약 25.3% 증가하였다. 물푸레나무에서는 온실 3번($73.0 \pm 5.4\text{mm}$)과 온실 1번($70.9 \pm 9.2\text{mm}$)의 차이는 약 3.0%였다. 팔배나무는 온실 3번($61.1 \pm 7.9\text{mm}$)과 온실 1번($41.4 \pm 6.2\text{mm}$)에서 차이를 보였으며, 그 차이는 약 47.6%였다. 반대로 상수리나무는 온실 2번(AAx1.4; $40.3 \pm 5.0\text{mm}$)에서 직경이 가장 작았으며, 온실 1번($50.6 \pm 11.9\text{mm}$)보다 약 25.6 % 감소하였다.

이산화탄소 폭로 농도에 따른 수종별 직경 생장 반응을 연도별로 정리하여 나타내었다(Table 4.1). 모든 수종에서 2012년 이후 CO₂

농도에 따른 직경 생장에 유의한 차이가 발생하지 않았다.

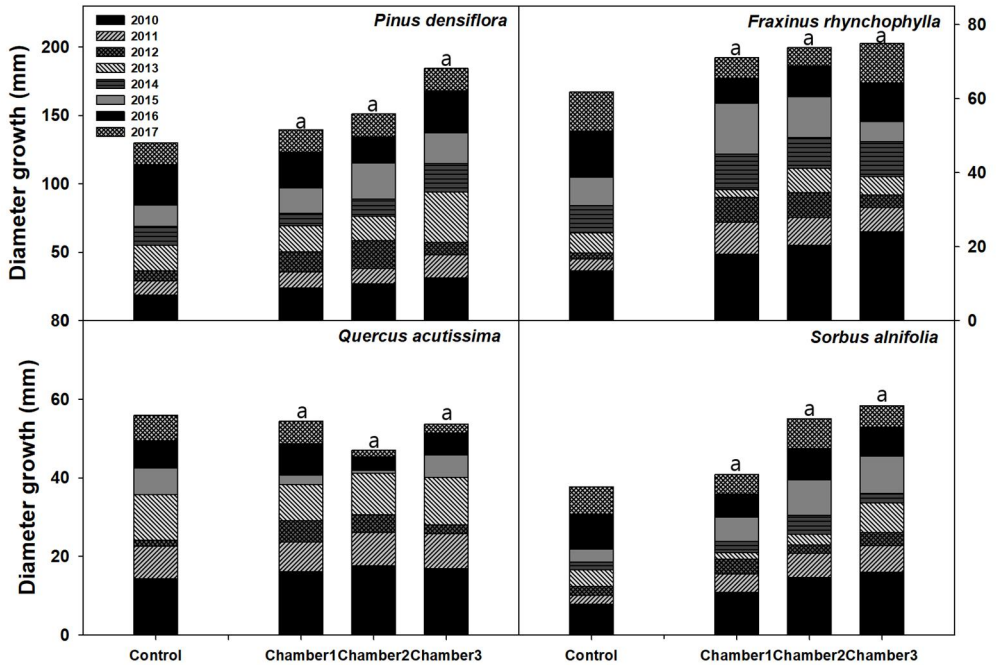


Fig. 4.1 The accumulation of average diameter growth (mm) per year from 2010 to 2017. Different letters denote statistical significance of average values for different treatment (AAx1, AAx1.4, AAx1.8) and current (2017) diameter at $P < 0.05$ (one-way ANOVA followed by a Duncan post-hoc test).

소나무의 경우 2010년에는 차이가 없었지만, 2011년에 CO₂ 농도에 따른 직경 생장에 유의한 차이를 보였다($P=0.015$). 온실 1번, 2번에서 온실 3번과 차이를 보였다. 대조구($8.3 \pm 0.2\text{mm}$) < 온실 1번(AAx1; $8.5 \pm 1.3\text{mm}$) < 온실 2번($11.4 \pm 6.0\text{mm}$) < 온실 3번($16.9 \pm 1.7\text{mm}$)순으로 증가하였다. 물푸레나무는 폭로 초반인 2010년 CO₂ 농도에 따른 차이가 발생하였고, 온실 3번($18.5 \pm 2.4\text{mm}$)과 온실 1번($11.7 \pm 0.8\text{mm}$)에서 차이를 보였으며, 약 58.1% 증가하였다.

상수리나무도 2011년 CO₂ 농도에 따라 직경 생장이 차이를 보였다. 온실 1번(8.5 ± 1.3mm)과 온실 3번(16.9 ± 1.7mm)에서 차이를 보이고, 온실 1번(8.5 ± 1.3mm) < 온실 2번(11.4 ± 1.0mm) < 온실 3번(16.9 ± 1.7mm)순으로 증가하였다. 팔배나무는 2010년 CO₂ 농도에 따라 직경 생장에 유의한 차이를 보였다($P=0.02$). 온실 1번(5.6 ± 0.6mm)과 온실 3번(9.0 ± 0.5mm)과 차이를 보였고 차이는 약 60.7%였다. 하지만 이러한 이산화탄소 시비효과는 실험 초기에만 유의한 차이를 보였으며, 현재 누적 직경 성장량에는 차이가 나타나지 않았다(Figure 4.1)

Table 4.1 Species average (\pm standard errors) of Diameter growth (mm) per year from 2010 to 2017.

Species	Treatments	Diameter growth (mm)			
		2010	2011	2012	2013
<i>Pinus densiflora</i>	Control (Ambient)	9.9 \pm 0.4	8.3 \pm 0.3	4.5 \pm 1.3	18.7 \pm 6.4
	Ch1 (AAx1)	11.2 \pm 1.4 _a	8.5 \pm 1.4 _b	11.6 \pm 10.1 _a	19.0 \pm 3.5 _a
	Ch2 (AAx1.4)	11.9 \pm 0.2 _a	11.4 \pm 1.1 _b	20.3 \pm 4.2 _a	18.0 \pm 6.7 _a
	Ch3 (AAx1.8)	12.5 \pm 2.9 _a	17.0 \pm 1.7 _a	8.9 \pm 3.4 _a	40.0 \pm 24.1 _a
<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	Control (Ambient)	7.5 \pm 1.5	3.3 \pm 0.7	1.6 \pm 0.4	4.3 \pm 2.3
	Ch1 (AAx1)	11.7 \pm 0.8 _b	8.6 \pm 2.3 _a	8.8 \pm 3.4 _a	2.0 \pm 1.2 _a
	Ch2 (AAx1.4)	14.4 \pm 2.0 _{ab}	7.6 \pm 1.4 _a	4.7 \pm 6.0 _a	3.0 \pm 1.7 _a
	Ch3 (AAx1.8)	18.5 \pm 2.5 _a	5.3 \pm 2.9 _a	3.4 \pm 6.0 _a	5.0 \pm 3.1 _a
<i>Quercus acutissima</i>	Control (Ambient)	3.8 \pm 2.4	1.6 \pm 1.6	1.4 \pm 4.3	13.7 \pm 2.4
	Ch1 (AAx1)	5.4 \pm 2.2 _a	3.8 \pm 0.9 _b	5.6 \pm 1.6 _a	10.2 \pm 5.7 _a
	Ch2 (AAx1.4)	8.9 \pm 8.3 _a	5.4 \pm 1.5 _{ab}	4.6 \pm 2.7 _a	13.7 \pm 7.5 _a
	Ch3 (AAx1.8)	7.5 \pm 1.9 _a	8.5 \pm 1.4 _a	2.3 \pm 4.4 _a	12.0 \pm 14.7 _a
<i>Sorbus alnifolia</i>	Control (Ambient)	2.8 \pm 0.9	2.2 \pm 1.6	2.3 \pm 1.3	4.3 \pm 0.7
	Ch1 (AAx1)	5.7 \pm 0.7 _b	4.5 \pm 0.5 _a	3.8 \pm 4.9 _a	1.7 \pm 0.7 _a
	Ch2 (AAx1.4)	7.0 \pm 0.5 _{ab}	6.3 \pm 0.2 _a	5.1 \pm 2.7 _a	2.7 \pm 0.8 _a
	Ch3 (AAx1.8)	9.0 \pm 0.5 _a	6.9 \pm 0.6 _a	3.2 \pm 2.6 _a	7.7 \pm 4.7 _a

Different letters show statistical significance among averages for 3 different treatments and diameter growth at $P < 0.05$ (one-way ANOVA followed by a Duncan post-hoc test). **,** Represent a significant t -test within green house effect (Control and Ch1) of $P < 0.05$, $P < 0.01$.

Table 4.1(contiuned) Species average (\pm standard errors) of Diameter growth (mm) per year from 2010 to 2017.

Species	Treatments	Diameter growth (mm)			
		2014	2015	2016	2017
<i>Pinus densiflora</i>	Control (Ambient)	9.5 \pm 6.9	15.7 \pm 2.1	29.4 \pm 4.7	12.0 \pm 2.0
	Ch1 (AAx1)	9.3 \pm 3.3 _a	18.8 \pm 7.7 _a	25.8 \pm 7.7 _a	16.7 \pm 5.2 _a
	Ch2 (AAx1.4)	12.3 \pm 3.8 _a	26.3 \pm 6.3 _a	19.3 \pm 9.1 _a	16.5 \pm 3.8 _a
	Ch3 (AAx1.8)	20.1 \pm 4.8 _a	25.2 \pm 0.9 _a	31.0 \pm 5.4 _a	19.2 \pm 3.0 _a
<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	Control (Ambient)	7.4 \pm 3.5	7.7 \pm 3.0	12.5 \pm 1.2	10.6 \pm 2.5
	Ch1 (AAx1)	12.6 \pm 5.6 _a	13.8 \pm 1.1 _a	6.8 \pm 1.7 _a	5.5 \pm 1.0 _a
	Ch2 (AAx1.4)	8.4 \pm 4.6 _a	11.0 \pm 1.9 _a	8.2 \pm 2.0 _a	5.0 \pm 2.2 _a
	Ch3 (AAx1.8)	7.0 \pm 0.7 _a	5.5 \pm 0.1 _a	10.5 \pm 1.9 _a	10.6 \pm 2.7 _a
<i>Quercus acutissima</i>	Control (Ambient)		4.9 \pm 1.2	7.9 \pm 2.1	6.5 \pm 2.0
	Ch1 (AAx1)		2.4 \pm 1.2 _a	9.1 \pm 4.2 _a	5.8 \pm 4.3 _a
	Ch2 (AAx1.4)		0.7 \pm 0.3 _a	3.5 \pm 5.4 _a	1.6 \pm 2.2 _a
	Ch3 (AAx1.8)		5.8 \pm 4.8 _a	5.6 \pm 1.5 _a	2.2 \pm 1.1 _a
<i>Sorbus alnifolia</i>	Control (Ambient)	1.9 \pm 0.7	3.3 \pm 1.2	8.8 \pm 1.7	7.0 \pm 1.4
	Ch1 (AAx1)	3.0 \pm 0.6 _a	6.1 \pm 2.5 _a	6.0 \pm 3.3 _a	4.9 \pm 0.9 _a
	Ch2 (AAx1.4)	4.7 \pm 0.9 _a	9.0 \pm 1.9 _a	8.0 \pm 0.9 _a	7.6 \pm 2.9 _a
	Ch3 (AAx1.8)	2.3 \pm 2.0 _a	9.6 \pm 1.2 _a	7.4 \pm 1.7 _a	3.5 \pm 2.3 _a

Different letters show statistical significance among averages for 3 different treats and diameter growth at $P < 0.05$ (one-way ANOVA followed by a Duncan post-hoc test). **,*** Represent a significant t -test within green house effect(Control and Ch1) of $P < 0.05$, $P < 0.01$.

1.2. 수고 생장

수고 생장도 매년 성장량을 쌓아 2017년 수고를 나타내었다(Fig. 4.2). 온실효과를 확인하기 위해 대조구(Ambient control)와 온실 1번(AAx1)을 비교한 결과, 현재(2017년) 수고에서 물푸레나무에서만 온실효과로 인해 수고에 유의한 차이를 보였다($P=0.02$). 그러나 연도별·수종별 수고 생장을 분석한 결과, 소나무는 2012년($P=0.02$), 물푸레나무는 2011년($P=0.04$), 팔배나무는 2010년, 2011년(2010년 $P=0.03$, 2011년 $P=0.02$)에서 온실효과로 인하여 대조구와 온실 1번(AAx1)에서 수고 생장 차이를 보였다(Table 4.2).

모든 수종에서 CO_2 농도가 증가함에 따라 높은 수고 생장을 하였으나 현재 수고는 통계적으로 유의하지 않았다(minimum $P=0.175$). 소나무는 온실 3번(AAx1.8; $574.3 \pm 72.5\text{cm}$)이 온실 1번(AAx1; $470.7 \pm 22.8\text{cm}$)보다 약 22.1% 증가하였다. 물푸레나무는 온실 3번($692.3 \pm 48.1\text{cm}$)이 온실 1번($585.3 \pm 39.1\text{cm}$)보다 약 18.3% 증가했다. 상수리나무는 온실 3번($367.3 \pm 75.2\text{ cm}$)보다 온실 1번($473.3 \pm 116.0\text{cm}$)에서 약 28.9% 높은 값을 보였다. 팔배나무에서도 온실 3번($342.0 \pm 8.2\text{cm}$)보다 온실 2번($353.7 \pm 20.0\text{cm}$)이 수고가 더 컸으며, 약 3.4% 증가하였다.

Table 4.2는 CO_2 폭로 이후 측정된 연도별 수고 성장량을 정리하여 나타내었다. 연도별·수종별 수고 생장은 직경 생장과 비슷한 결과를 보였다. 소나무에서 2011년($P=0.006$)에는 온실 3번($56.8 \pm 7.5\text{cm}$)과 온실 2번($11.4 \pm 1.0\text{cm}$), 온실 1번($27.0 \pm 0.9\text{cm}$)에서 차이를 보였다. 차이는 각각 약 5.0 배, 2.1배였다.

물푸레나무의 경우 2010년에 CO_2 농도에 의한 수고 생장에 차이를 보였다($P=0.029$). 온실 3번($215.0 \pm 8.3\text{cm}$)과 온실 2번($145.4 \pm 14.8\text{cm}$), 온실 1번($136.2 \pm 23.3\text{cm}$)에서 차이를 보였으며 각각 약 1.5배, 1.6배 증가하였다. 상수리나무에서는 CO_2 폭로 이후 온실별

수고 성장량 차이가 발생하지 않았다. 팔배나무는 2010년 온실 3번 ($85.8 \pm 11.4\text{cm}$)이 온실 1번($39.1 \pm 7.0\text{cm}$)보다 약 2.2배 증가하였다. 직경 성장과 유사하게 2012년 이후 CO_2 농도에 따른 수고 성장 차이가 발생하지 않았다.

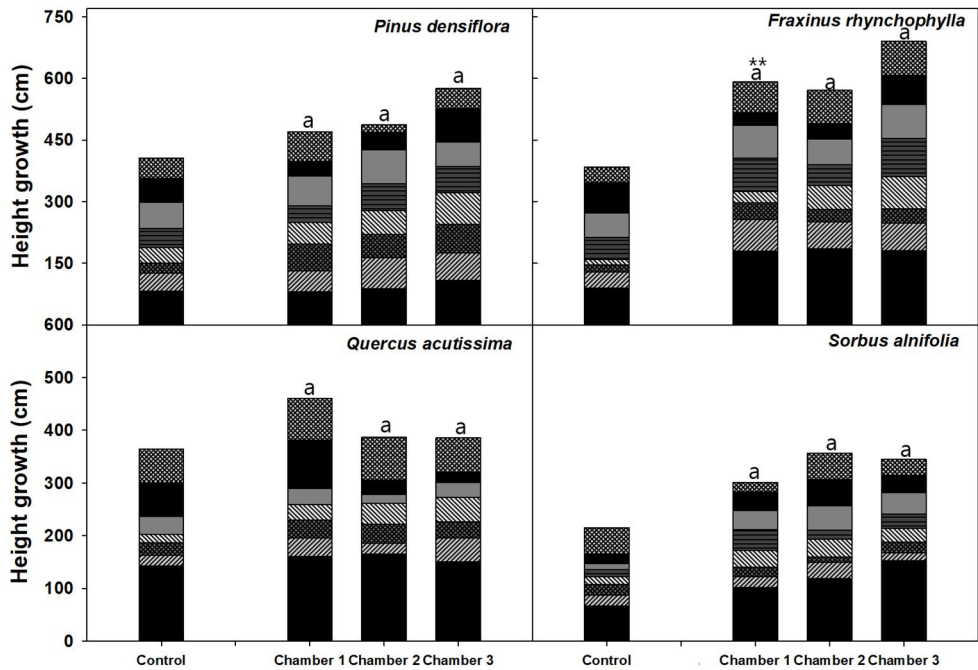


Fig. 4.2 The accumulation of average height growth (cm) per year from 2010 to 2017. Different letters denote statistical significance of average values for different treatment (AAx1, AAx1.4, AAx1.8) and current (2017) height at $P < 0.05$ (one-way ANOVA followed by a Duncan post-hoc test). **,*** Represent a significant t -test within green house effect of $P < 0.05$, $P < 0.01$.

Table 4.2 Species average (\pm standard errors) of Height growth (cm) per year from 2010 to 2017.

Species	Treatments	Height growth (cm)			
		2010	2011	2012	2013
<i>Pinus densiflora</i>	Control (Ambient)	6.4 \pm 0.9	20.1 \pm 3.8	25.1 \pm 1.2 **	34.7 \pm 8.0
	Ch1 (AAx1)	10.5 \pm 1.6 _a	27.0 \pm 0.9 _b	65.2 \pm 6.6 _a	52.3 \pm 13.0 _a
	Ch2 (AAx1.4)	11.5 \pm 1.5 _a	11.4 \pm 1.1 _b	57.6 \pm 19.1 _a	59.3 \pm 9.5 _a
	Ch3 (AAx1.8)	6.3 \pm 1.6 _a	56.9 \pm 7.5 _a	70.5 \pm 34.6 _a	77.0 \pm 5.3 _a
<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	Control (Ambient)	50.3 \pm 1.7	38.8 \pm 12.1 **	17.6 \pm 6.6	13.3 \pm 3.5
	Ch1 (AAx1)	136.2 \pm 23.3 _b	86.5 \pm 11.9 _a	29.0 \pm 16.0 _a	13.0 \pm 2.1 _a
	Ch2 (AAx1.4)	145.4 \pm 14.8 _b	7.6 \pm 1.3 _a	22.9 \pm 3.3 _a	27.7 \pm 12.8 _a
	Ch3 (AAx1.8)	215.0 \pm 8.3 _a	84.4 \pm 18.4 _a	9.0 \pm 3.3 _a	75.7 \pm 33.1 _a
<i>Quercus acutissima</i>	Control (Ambient)	11.4 \pm 3.1	5.1 \pm 3.4	4.8 \pm 2.6	14.0 \pm 9.71
	Ch1 (AAx1)	18.5 \pm 7.3 _a	6.4 \pm 3.2 _a	1.2 \pm 0.7 _a	18.2 \pm 11.2 _a
	Ch2 (AAx1.4)	45.3 \pm 8.3 _a	20.8 \pm 6.7 _a	8.3 \pm 2.4 _a	44.0 \pm 38.5 _a
	Ch3 (AAx1.8)	61.2 \pm 20.3 _a	22.7 \pm 4.3 _a	32.1 \pm 12.9 _a	18.7 \pm 10.5 _a
<i>Sorbus alnifolia</i>	Control (Ambient)	3.4 \pm 1.2 **	5.5 \pm 1.9 **	11.0 \pm 3.1	9.7 \pm 5.2
	Ch1 (AAx1)	39.1 \pm 7.0 _b	27.0 \pm 4.3 _a	18.2 \pm 12.8 _a	51.0 \pm 16.8 _a
	Ch2 (AAx1.4)	55.7 \pm 15.9 _{ab}	33.4 \pm 9.7 _a	10.6 \pm 5.5 _a	53.7 \pm 33.7 _a
	Ch3 (AAx1.8)	85.8 \pm 11.4 _a	17.3 \pm 6.5 _a	22.3 \pm 15.1 _a	16.0 \pm 0.7 _a

Different letters show statistical significance among averages for different treatments and height growth at $P < 0.05$ (one-way ANOVA followed by a Duncan post-hoc test). **,*** Represent a significant t -test within green house effect of $P < 0.05$, $P < 0.01$.

Table 4.2(Continued) Species average (\pm standard errors) of Height growth (cm) per year from 2010 to 2017.

Species	Treatments	Height growth (cm)			
		2014	2015	2016	2017
<i>Pinus densiflora</i>	Control (Ambient)	45.0 \pm 5.1	70.7 \pm 5.2	58.7 \pm 8.4	49.0 \pm 1.5
	Ch1 (AAx1)	41.3 \pm 18.3 _a	72.0 \pm 5.1 _a	35.3 \pm 2.7 _a	73.0 \pm 22.1 _a
	Ch2 (AAx1.4)	65.7 \pm 8.7 _a	94.7 \pm 49.6 _a	50.0 \pm 46.0 _a	17.7 \pm 24.6 _a
	Ch3 (AAx1.8)	63.0 \pm 6.1 _a	60.0 \pm 20.0 _a	99.0 \pm 21.7 _a	48.0 \pm 17.1 _a
<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	Control (Ambient)	53.3 \pm 24.8	59.3 \pm 16.7	74.0 \pm 15.6	38.3 \pm 11.3
	Ch1 (AAx1)	90.7 \pm 34.7 _a	89.3 \pm 44.9 _a	30.2 \pm 22.3 _a	78.3 \pm 2.6 _a
	Ch2 (AAx1.4)	60.3 \pm 29.5 _a	73.7 \pm 18.2 _a	29.3 \pm 20.1 _a	86.7 \pm 0.9 _a
	Ch3 (AAx1.8)	92.0 \pm 40.8 _a	81.7 \pm 10.9 _a	70.3 \pm 19.7 _a	82.7 \pm 39.8 _a
<i>Quercus acutissima</i>	Control (Ambient)		32.0 \pm 24.5	62.0 \pm 22.8	63.7 \pm 23.2
	Ch1 (AAx1)		28.3 \pm 9.3 _a	89.3 \pm 37.9 _a	75.7 \pm 9.7 _b
	Ch2 (AAx1.4)		10.0 \pm 5.8 _a	37.0 \pm 30.0 _a	88.3 \pm 46.6 _a
	Ch3 (AAx1.8)		30.3 \pm 27.9 _a	29.7 \pm 14.7 _a	67.7 \pm 13.7 _b
<i>Sorbus alnifolia</i>	Control (Ambient)	29.7 \pm 20.2	13.7 \pm 10.8	32.7 \pm 10.3	57.3 \pm 1.3
	Ch1 (AAx1)	42.3 \pm 20.3 _a	38.0 \pm 3.21 _a	43.0 \pm 2.1 _a	18.7 \pm 9.8 _a
	Ch2 (AAx1.4)	17.7 \pm 7.2 _a	46.6 \pm 13.1 _a	59.0 \pm 11.5 _a	50.0 \pm 8.0 _a
	Ch3 (AAx1.8)	29.3 \pm 14.4 _a	45.3 \pm 7.8 _a	35.7 \pm 6.0 _a	36.0 \pm 18.6 _a

Different letters show statistical significance among averages for different treatments and height growth at $P < 0.05$ (one-way ANOVA followed by a Duncan post-hoc test). **,** Represent a significant t -test within green house effect of $P < 0.05$, $P < 0.01$.

2. 광합성 특성

2.1. 최대 광합성 속도(A_{\max})

광합성 측정의 경우, 2013년부터 진행되었으며 광합성 특성 중 최대 광합성 속도를 연도별로 정리하여 나타내었다(Fig. 4.3). CO₂ 폭로 농도와 연도, 수종에 따라 다양한 반응을 보였다.

온실효과로 인한 최대 광합성 속도의 연도별·수종별 반응은 2013년부터 2017년까지 단 한번도 차이를 보이지 않았다(minimum $P=0.08$). 이와 유사하게 CO₂ 폭로 이후 CO₂ 농도에 따른 온실 수준에서 평균 변화 차이가 단 한번도 발생하지 않았다(minimum $P=0.12$).

CO₂ 농도 처리에 따른 연도별·수종별 반응을 알아본 결과, 소나무의 경우, 2013년부터 2017년까지 온실별 차이에서 뚜렷한 경향을 보이지 않았다. 물푸레나무는 2013년($P=0.006$), 2014년, 2017($P=0.009$)년 모두 대기 중 CO₂ 폭로 농도가 높은 온실 3번(AAx1.8)에서 최대 광합성 속도가 가장 높았으며, 온실 3번과 온실1번(AAx1)에서 차이를 보이며 각각 약 40.1%, 39.8%, 37.9% 증가하였다.

상수리나무의 경우, 대체적으로 CO₂가 폭로되는 온실이 대조구보다 낮은 값을 보였지만, 통계적으로 유의하지 않았다. 팔배나무는 2013년($P=0.01$) 온실 3번($17.2 \pm 1.7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)에서 최대 광합성 속도가 온실 1번($10.2 \pm 0.8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)보다 유의하게 높았으며, 약 68.6% 증가하였다. 그 이후부터는 뚜렷한 경향을 보이지 않았다.

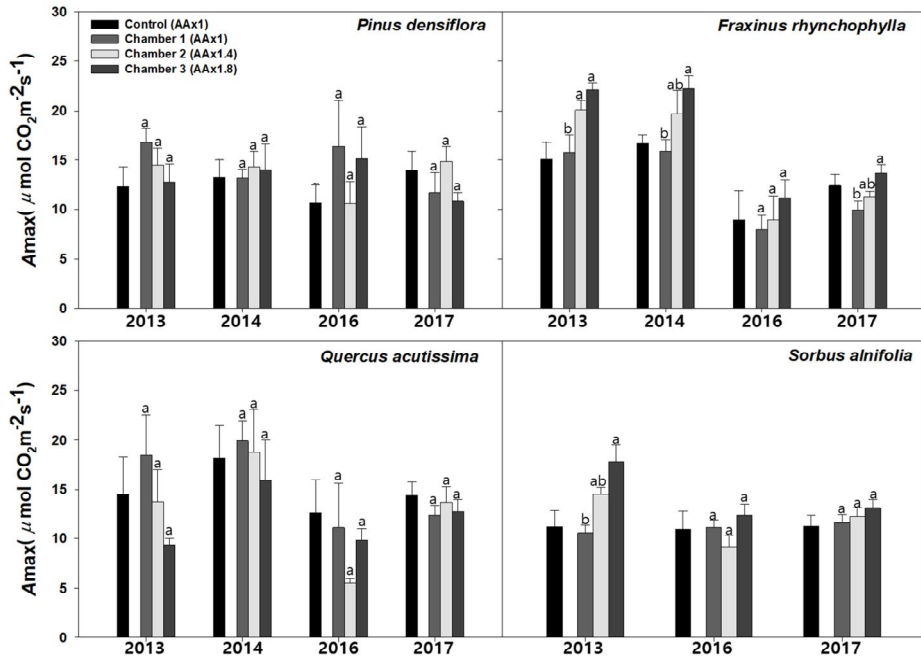


Fig. 4.3 The average (\pm standard errors) maximum photosynthesis rate from 2013 to 2017. Different letters denote statistical significance of average values for different treatment (AAx1, AAx1.4, AAx1.8) and maximum carboxylase activity of Rubisco at $P < 0.05$ (one-way ANOVA followed by a Duncan post-hoc test).

2.2. 최대 카르복실화 속도($V_{C_{max}}$)

온실효과로 인한 최대 카르복실화 속도의 연도별·수종별 반응은 2013년 소나무($P=0.004$)와 2015년($P=0.01$) 물푸레나무에 대조구보다 온실 1번에서 높았다. 상수리나무와 팔배나무에서는 차이를 보이지 않았다.

폭로 기간에 따른 온실별 반응을 분석한 결과, CO_2 폭로 초반에는 온실별 차이가 없었지만, 그 이후 2017년에 고농도의 CO_2 온실에서 온실 1번보다 $V_{C_{max}}$ 가 유의하게 낮아지는 것을 확인하였다($P=0.000$, Fig. 4.4). 2017년에 온실 3번($33.7\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$)이 온실 1번($50.9\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$), 온실 2번($48.0\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$)과 차이를 보였으며, 각각 약 33.8%, 5.7% 감소했다.

수종별 반응을 분석한 결과, CO_2 폭로 기간과 농도에 따라 대부분의 수종에서 뚜렷하게 $V_{C_{max}}$ 의 감소를 확인 할 수 있었다(Fig. 4.4).

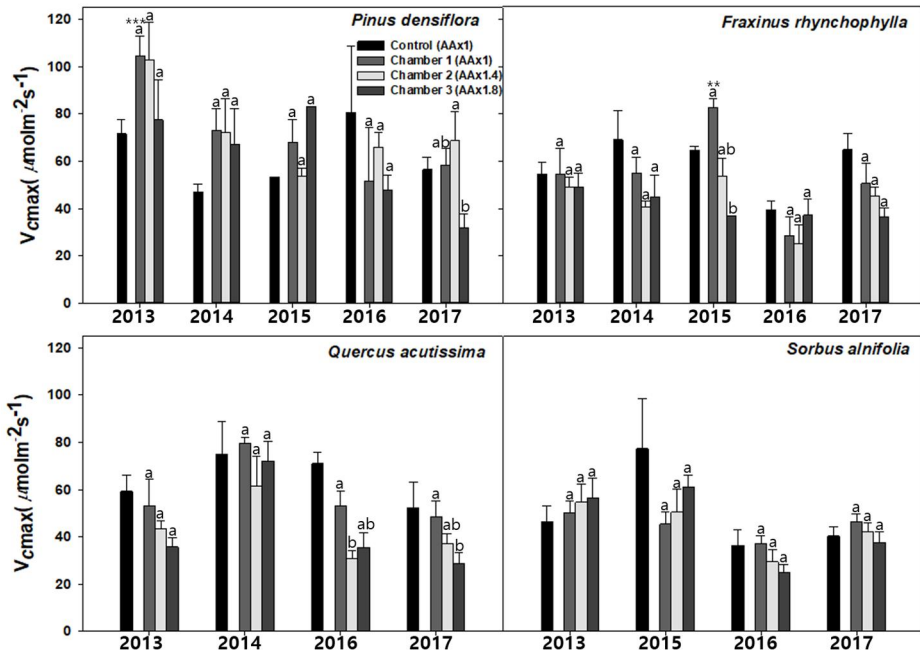


Fig. 4.4 The average (\pm standard errors) maximum carboxylase activity of Rubisco from 2013 to 2017. Different letters denote statistical significance of average values for different treatment (AAx1, AAx1.4, AAx1.8) and maximum carboxylase activity of Rubisco at $P < 0.05$ (one-way ANOVA followed by a Duncan post-hoc test). ***,** Represent a significant t -test within green house effect of $P < 0.05$, $P < 0.01$.

소나무의 경우, 2017년 온실 3번($31.7 \pm 5.9 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) $V_{c\text{max}}$ 가 유의하게 낮음을 확인 하였다($P=0.029$). 온실 2번($68.6 \pm 12.8 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)과 온실 1번($58.1 \pm 7.1 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)에서 온실 3번과 차이를 보였으며, 약 53.7%, 45.4% 감소하였다.

물푸레나무는 2013년부터 2017년까지 고농도의 CO_2 가 폭로되는 온실에서 $V_{c\text{max}}$ 값이 낮았으며, 2015년에는 유의한 차이를 보였다 ($P=0.03$). 온실 3번($36.7 \pm 1.7 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)이 온실 1번($53.7 \pm 7.4 \mu$

$\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)보다 약 31.6% 낮았다. 2017년 온실 3번($36.2 \pm 3.7\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)이 온실 1번($50.7 \pm 8.3\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)보다 약 28.6% 감소했다.

상수리나무는 2013년부터 CO_2 농도가 증가 할수록 $V_{c_{\max}}$ 가 감소하였고, 2016년부터 대기 중 CO_2 증가에 따라 감소에 차이를 보였다. 온실 2번($30.6 \pm 3.6\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)과 온실 1번($53.2 \pm 6.4\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)에서 약 42.5% 차이를 보였다. 2017년($P=0.05$)에는 온실 3번($28.6 \pm 4.6\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)이 온실 1번($48.5 \pm 6.7\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)보다 약 41.0% 감소하였다. 팔배나무는 다른 수종과는 다르게 CO_2 폭로 이후 최대 카르복실화 속도에 통계적인 차이가 발생하지 않았다.

2.3. 최대 전자전달 속도(J_{\max})

온실효과로 인한 최대 전자전달 속도의 연도별·수종별 반응은 최대 카르복실화 속도와 비슷한 경향을 보였다. 소나무에서는 2013년($P=0.003$), 2014년($P=0.000$)에 차이를 보였지만 특별한 경향을 보이지 않았다. 물푸레나무에서는 2015년($P=0.006$)에 대조구에서 높은 차이를 보였고, 상수리나무와 팔배나무에서는 차이를 보이지 않았다.

온실별 비교에서도 J_{\max} 에서는 $V_{c_{\max}}$ 와 유사하게 CO_2 폭로 기간이 길어질수록 감소하는 것을 확인할 수 있었다(Fig. 4.5). J_{\max} 의 경우, $V_{c_{\max}}$ 보다는 늦게 2017년부터 CO_2 폭로 농도에 따라 유의하게 감소하는 차이를 보였다($P=0.003$). 온실 1번(AAx1; $75.8\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), 온실 2번(AAx1.4; $73.5\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)과 온실 3번(AAx1.8; $62.8\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)에서 차이를 보였고, 각각 약 17.2%, 14.6% 감소하였다.

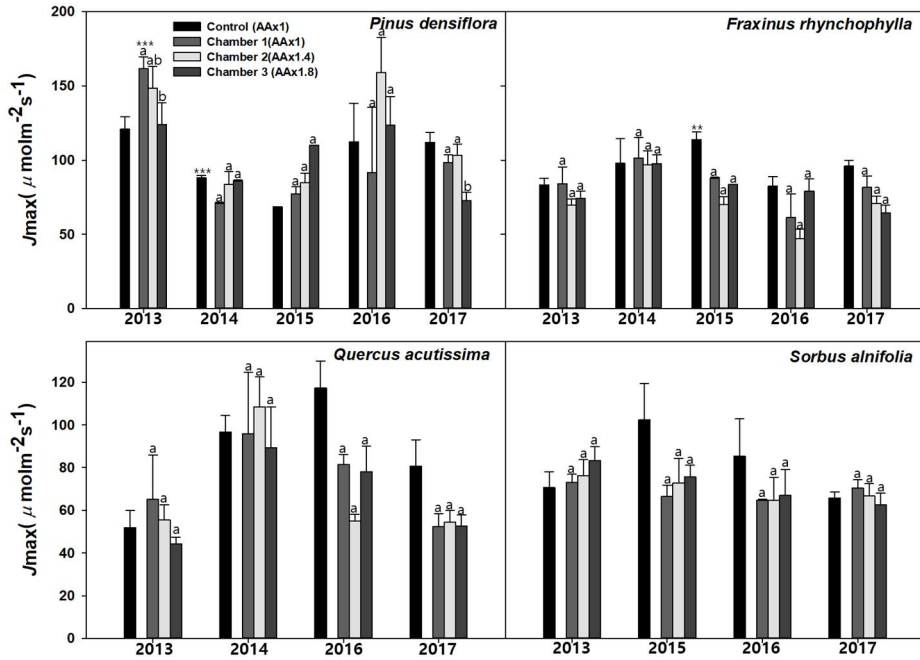


Fig. 4.5 The average (\pm standard errors) maximum capacity for photosynthetic electron transport from 2013 to 2017. Different letters denote statistical significance of average values for different treatment (AAx1, AAx1.4, AAx1.8) and maximum capacity for photosynthetic electron transport at $P < 0.05$ (one-way ANOVA followed by a Duncan post-hoc test). **,*** Represent a significant t -test within green house effect of $P < 0.05$, $P < 0.01$.

CO₂ 폭로 기간에 따른 수종별 반응에서 소나무의 경우, 2017년 CO₂ 농도가 증가 할수록 J_{max} 가 유의하게 감소하였다($P=0.006$). 온실 1번($98.2 \pm 5.4 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), 온실 2번($103.4 \pm 7.5 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)이 온실 3번($72.5 \pm 5.6 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)과 차이를 보였고, 온실 3번이 각각 약 26.2%, 29.9% 감소하였다. 물푸레나무는 2017년 온실 1번($81.7 \pm 7.4 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)과 온실 3번($64.5 \pm 5.1 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 차이가 약 21.1%였다.

상수리나무는 온실별 차이는 일어나지 않았다. 2016년 온실 2번 ($54.8 \pm 3.1 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)에서 가장 낮은 값을 보였으며, 온실 1번 ($53.2 \pm 6.4 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)과 차이는 약 2.9%였다. 팔배나무는 $V_{c_{\max}}$ 와 비슷하게 특별한 경향을 보이지 않았다.

3. 엽중량비(LMA; Leaf Mass per Area)

온실효과로 인한 엽중량비에 대한 연도별·수종별 반응을 분석한 결과, 소나무와 물푸레나무는 CO₂ 폭로에 따른 차이를 보이지 않았다. 하지만 2016년과 2017년, 상수리나무($P=0.004$, $P=0.000$)는 대조구에서 높은 경향을 보였으며, 팔배나무($P=0.02$, $P=0.007$)는 온실 1번에서 더 높은 차이를 보였다.

CO₂ 농도에 따른 잎의 엽중량비 변화를 연도별·수종별로 정리하여 나타내었다(Fig. 4.6).

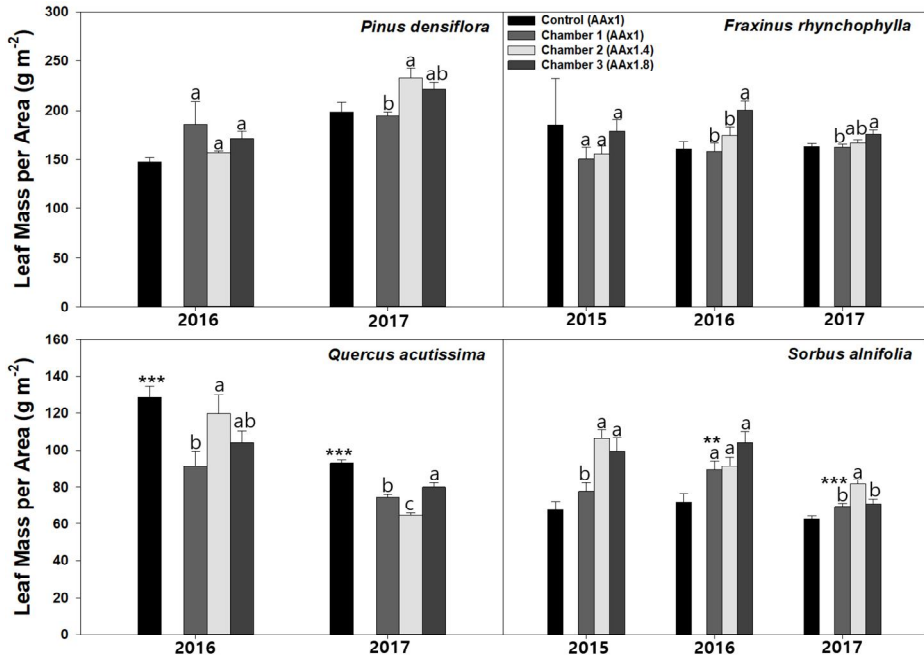


Fig. 4.6 The average (\pm standard errors) Leaf Mass per Area. Different letters denote statistical significance of average values for different treatment (AAx1, AAx1.4, AAx1.8) and Leaf Mass per Area at $P < 0.05$ (one-way ANOVA followed by a Duncan post-hoc test). **,*** Represent a significant t -test within green house effect of $P < 0.05$, $P < 0.01$.

폭로 기간에 따른 수종별 반응은 소나무에서 2017년($P=0.001$)에 온실 2번(AAx1.4; $232.3 \pm 9.9\text{gm}^{-2}$)과 온실 1번(AAx1; $194.1 \pm 4.1\text{gm}^{-2}$)에서 차이를 보였으며, 온실 2번은 온실 1번보다 약 19.6% 증가하였다.

물푸레나무는 2016년에 온실 3번(AAx1.8; $106.9 \pm 4.2\text{gm}^{-2}$)과 온실 2번($93.0 \pm 4.7\text{gm}^{-2}$), 온실 1번($84.2 \pm 4.4\text{gm}^{-2}$)에서 유의한 차이를 보였으며($P=0.008$), 온실 3번은 각각 약 14.9%, 26.9% 높았다.

2017년에는 온실 3번($93.6 \pm 2.4\text{gm}^{-2}$)과 온실 1번($86.7 \pm 1.64\text{gm}^{-2}$)에서 차이를 보였으며($P=0.04$), 그 차이는 약 8.1% 였다.

상수리나무는 2016년 온실 1번($91.4 \pm 8.4\text{gm}^{-2}$)과 온실 2번($119.7 \pm 10.2\text{gm}^{-2}$)에서 두께 차이를 보였고, 그 차이는 약 31.0%였다. 2017년에는 온실 3번($79.9 \pm 2.3\text{gm}^{-2}$) > 온실 1번($74.1 \pm 1.6\text{gm}^{-2}$) > 온실 2번($64.7 \pm 1.2\text{gm}^{-2}$) 순서대로 차이를 보였으며($P=0.000$), 온실 3번이 온실 2번보다 약 23.5% 증가하였다.

팔배나무는 2015년부터 CO_2 농도에 따른 온실별 유의한 차이를 보였다($P=0.000$). 온실 2번($106.4 \pm 4.7\text{gm}^{-2}$), 온실 3번($99.8 \pm 7.2\text{gm}^{-2}$)과 온실 1번($77.7 \pm 2.5\text{gm}^{-2}$)에서 차이를 보이며, 온실 2번은 온실 1번보다 약 36.9% 높았다. 2016년에는 차이가 없었으며, 2017년 온실 2번($81.6 \pm 2.3\text{gm}^{-2}$)과 온실 1번($69.5 \pm 1.8\text{gm}^{-2}$), 온실 3번($70.9 \pm 2.4\text{gm}^{-2}$)에서 차이를 보였다($P=0.000$). 온실 2번은 각각 약 17.4%, 15.1% 증가하였다.

온실별 CO_2 폭로 농도에 따른 엽중량비 평균 차이 2017년에. CO_2 농도가 증가함에 따라 유의하게 증가하였다($P=0.001$).

4. 전질소 함량

4.1 잎의 전질소

온실효과로 인한 잎의 전질소 함량의 연도별·수종별 반응을 분석한 결과, 소나무는 2015년($P=0.05$) 온실 1번에서 높았으며, 물푸레나무는 2016년($P=0.006$), 2017년($P=0.000$)에 대조구에서 높은 경향을 보였다. 상수리나무는 2016년($P=0.04$) 온실 1번에서, 팔배나무는 2017년($P=0.012$) 대조구에서 더 높았다.

이산화탄소 폭로 농도에 따른 수종별 잎의 전질소 함량 차이를 연도별 정리하여 나타내었다(Fig. 4.7). 모든 수종에서 고농도의 이산화탄소가 폭로기간이 길어질수록 전질소 함량이 낮아지는 경향을 보였다(Fig. 4.7).

소나무는 2013년과 2015년에 온실 1번(2013년; $1.45 \pm 0.2\%$, 2015년; $2.7 \pm 0.4\%$)과 온실 2번(2013년; $1.0 \pm 0.01\%$, 2015년; $1.1 \pm 0.1\%$)에서 유의한 차이를 보였다(2013년 $P=0.035$, 2015년 $P=0.049$). 그 후 2016년에는 차이가 없었지만, 2017년에 온실 2번($0.9 \pm 0.04\%$), 온실 3번($0.9 \pm 0.02\%$)이 온실 1번($1.0 \pm 0.04\%$)보다 유의하게 낮은 함량을 보였다($P=0.004$).

물푸레나무의 경우, 2015년부터 고농도의 CO_2 가 폭로되는 온실에서 온실 1번(~AAx1)에 비하여 유의하게 감소를 했다(2016년 $P=0.000$, 2017년 $P=0.000$). 2016년에는 온실 3번($1.3 \pm 0.1\%$), 온실 2번($1.3 \pm 0.04\%$)과 온실 1번($1.8 \pm 0.1\%$)에서 차이를 보였고, 2017년에는 온실 2번($1.3 \pm 0.1\%$) < 온실 3번($1.4 \pm 0.1\%$) < 온실 1번($1.6 \pm 0.1\%$) 순으로 증가했다. 온실 1번의 전질소 함량과 비교한 결과, 2016년에는 온실 3번이 약 29.1% 감소하고, 2017년에는 온실 2번이 약 22.0% 감소하였다.

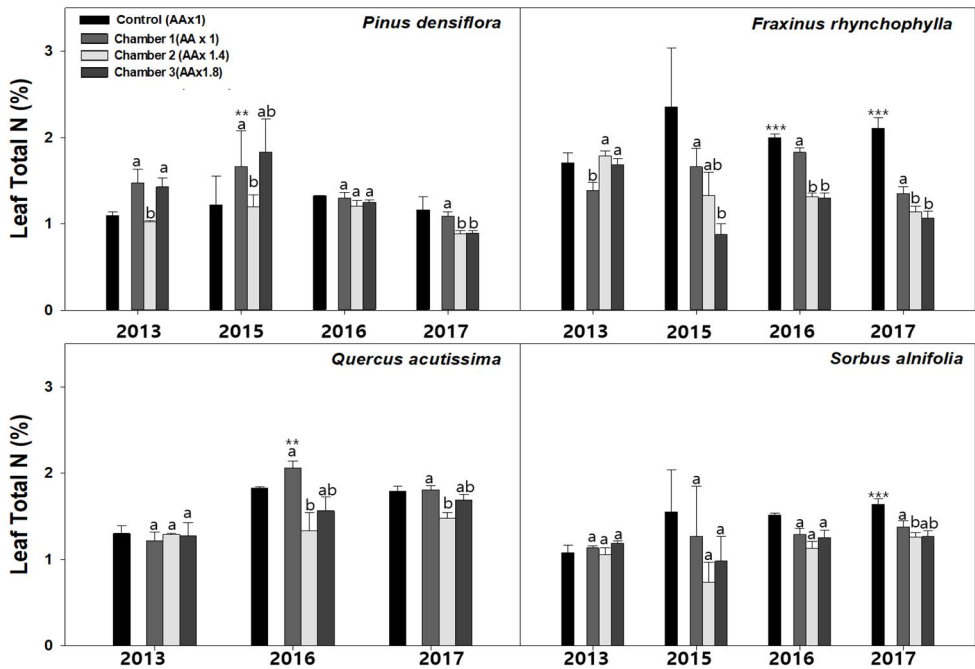


Fig. 4.7 The average (\pm standard errors) total leaf nitrogen from 2013 to 2017. Different letters denote statistical significance of average values for different treatment (AAx1, AAx1.4, AAx1.8) and soil (0~5 cm) total nitrogen at $P < 0.05$ (one-way ANOVA followed by a Duncan post-hoc test). **,*** Represent a significant t -test within green house effect of $P < 0.05$, $P < 0.01$.

상수리나무는 2016년($P=0.045$)과 2017년, 온실 2번(2016년 $1.3 \pm 0.2\%$, 2017년 $1.6 \pm 0.0\%$)에서 전질소 함량이 온실 1번과 비교하여 (2016년 $2.1 \pm 0.1\%$, 2017년 $1.8 \pm 0.04\%$) 각각 약 38.1%, 11.1% 감소하였다. 팔배나무도 2017년 온실 2번의 전질소 함량($1.1 \pm 0.1\%$)이 유의하게 낮았으며($P=0.029$), 온실 1번($1.3 \pm 0.1\%$)과 비교하여 약 15.4% 감소하였다.

온실별 비교에서 CO_2 폭로 후 2015년 이후부터(2015년 $P=0.047$, 2016년 $P=0.000$, 2017년 $P=0.000$), 잎의 질소 함량이 온실 1번에 비

하여 온실 2번이 유의하게 감소하였다. 2016년과 2017년에 온실 3번, 2번과 온실 1번에 비하여 낮은 잎의 전질소 함량을 보이는 결과가 나타났다. 온실 1번(2016년: 1.8%, 2017년 1.6%)에 비하여 온실 2번(2016년: 1.3%, 2017년: 1.3%)에서 각각 약 27.8%, 18.8% 감소하였다.

4.2 토양 전질소

온실효과로 인한 토양 전질소 반응을 분석한 결과, 2017년 ($P=0.003$)에 대조구가 온실 1번보다 높았으며, 약 75% 높았다.

2017년 토양의 질소를 온실별로 분석한 결과, 이산화탄소 폭로 농도에 따른 온실별 토양의 질소에서 차이를 보이지 않았다. 토양 전질소의 절대 농도가 매우 낮아 처리구별 CO_2 농도에 따른 변화는 미미하였다. 온실 2번($0.013 \pm 0.000\text{g}$)이 온실 3번($0.017 \pm 0.001 \%$)에 비하여 약 23.5% 낮은 값을 보였다(Fig. 4.8).

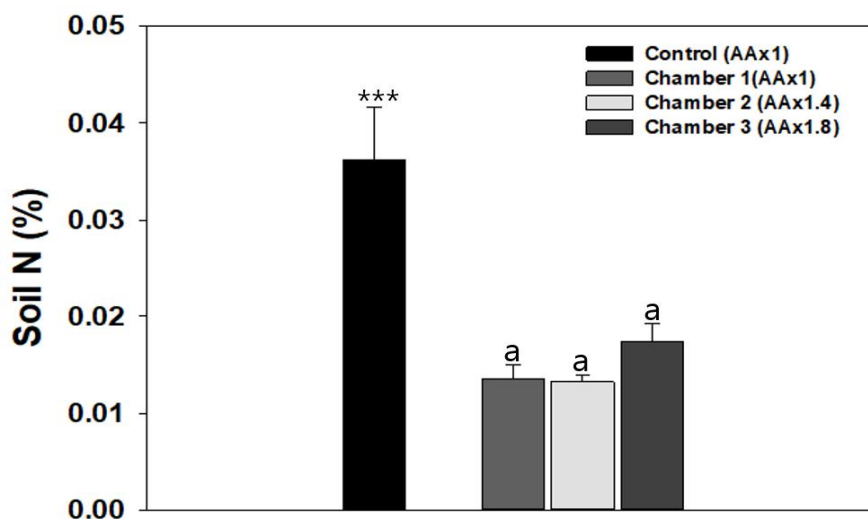


Fig. 4.8 The average (\pm standard errors) soil (0~5 cm) total nitrogen in 2017. Different letters denote statistical significance of average values for different treatment (AAx1, AAx1.4, AAx1.8) and soil (0~5 cm) total nitrogen at $P < 0.05$ (one-way ANOVA followed by a Duncan post-hoc test). **** Represent a significant t -test within green house effect of $P < 0.05$, $P < 0.01$.

제 4 장 고 찰

이산화탄소 시비효과와 생장과의 관계

대기 중 CO₂ 증가로 인한 기후변화는 광합성과 같은 생리적 기작에 많은 효과를 미쳐 식물이 광합성을 통해 흡수하는 탄소 양도 증가하게 되는데 이는 일반적으로 생장 증가로 이어지게 된다. 대다수의 선행연구에서 CO₂ 농도와 생장 간에 강한 양의 상관관계를 확인하였다(Finzi et al. 2006; McCarthy et al. 2010; Kimball et al. 2002). Duke-FACE에서 실시된 10년 이상의 CO₂ 폭로에서 순일차생산량(NPP)이 약 22% ~ 32%까지 증가하였으며, 질소제한으로 인한 생산성의 감소 현상은 나타나지 않았다. Pop-FACE에서는 직경이 약 5% 증가하였고, 7개의 FACE에서 12 종의 엽면적이 약 8% 증가했다(Finzi et al. 2002; McCarthy et al. 2010; Ainsworth et al. 2005).

이번 연구에서 2010년부터 매년 생장을 분석해 본 결과, CO₂ 폭로 초기에는 이산화탄소 시비효과로 인하여 생장에 유의한 증가를 확인하였지만 그 효과는 장기간으로 이어지지 않았다. 유사하게, Oak-Ridge FACE 실험에서 질소 부족 현상이 발생하여 이산화탄소 시비효과로 인한 NPP 증가가 폭로 기간이 길어질수록 24%에서 8%까지 감소하는 결과를 확인하였다(Norby et al. 2010). 하지만 현재까지도 이산화탄소 시비 효과의 지속 기간에 대해서는 수종에 따라 다른 반응, 적응 기작 그리고 광합성 특성의 저감 등으로 인해 다양한 결과를 나타내고 있다 (Norby et al. 2005; Reich et al. 2018).

대기 중 CO₂ 농도 증가로 인한 광합성 특성 변화

일반적으로 대기 중 CO₂ 농도가 증가하게 되면, 광합성은 증가한다고 알려져 있다(Curtis & Wang 1998; Saxe, Ellsworth & Heath 1998; Ainsworth & Rogers 2007). 최대 광합성 속도의 경우 *Pinus australis*는 약 37% 증가하였고(Mozdzer et al. 2018), *Pinus taeda*는 약 67%, *Liquidambar styraciflua*는 약 62% 증가하였다(Ellsworth et al, 2012). 이번 연구에서는 2013년 측정을 시작한 이후, A_{max}에 수종별 차이를 보여 소나무와 상수리나무는 유의한 차이를 나타내지 않았지만, 물푸레나무와 팔배나무 차이를 보였다(Fig. 4.3). 더욱이 최대 광합성 속도는 각 온실의 CO₂ 농도 하에서 측정이 되므로, 차이가 없었다는 것은 오히려 최대 광합성속도가 낮아질 수 있다는 것을 암시한다. 따라서 광합성 능력인 최대 카르복실화속도와 최대 전자전달 속도 변화를 살펴 볼 필요가 있다(Medlyn et al, 1999; Ainsworth and Rogers, 2007).

이번 연구에서도 선행 연구와 유사하게 고농도 CO₂ 폭로가 지속됨에 따라 광합성 능력인 V_{cmax} 와 J_{max}가 감소하는 저감 현상이 일어났다(Drake, González-Meler & Long 1997; Long et al. 2004; Pérez et al. 2005)(Fig. 4.4, Fig. 4.5). 저감 현상은 고농도 CO₂ 환경에서 일어나는 현상으로 알려져 있다(Ainsworth & Rogers 2007). 6년간 고농도 CO₂ 농도에 폭로된 *Pinus ponderosa*의 경우 최대 카르복실화 속도와 최대 전자전달 속도가 각각 약 36%, 21%씩 감소하였고(Tissue et al., 1999), *Picea abies*는 최대 카르복실화 속도가 약 19% 감소하였다(Uddling and Wallin,2012). 또한 고농도 CO₂ 농도 폭로 환경에서 성장한 수목의 최대 광합성 속도 저감을 나타내는 경우도 있었다.

하지만 많은 연구에서 장기간 고농도 CO₂ 폭로 환경에도 광합성 능력에 차이가 없는 결과도 존재한다(Gunderson et al. 1993; Teskey, 1995; Kellomäki and Wang, 1996; Scarascia Mugnozza

et al. 1996; Zhou et al. 2012). 이러한 차이는 임분의 환경 특성, 즉 토양 내 질소농도, 수분함량 등 과 수종의 생리적 특성에 영향을 받는 것으로 알려져 있다(Reich et al. 2006; Feng et al. 2015; Rütting 2017).

광합성 특성($V_{c_{max}}$, J_{max})과 잎의 질소와의 관계

대기 중 CO_2 농도가 증가하면, 잎의 전질소 함량이 낮아지는 선행 연구들과 같이(Cotrufo, Ineson & Scott 1998; Yin 2002; Ellsworth et al. 2004), 이번 연구에서도 2016년 이후 CO_2 폭로 농도에 따라 유의하게 감소하는 수종들이 나타났다(Table 4.5). 광합성 능력과 양의 상관성을 가지므로(Evans & Seemann 1989), 질소가 부족해지면, $V_{c_{max}}$ 가 더 크게 감소하게 되고(Ainsworth & Long 2005), 효율적으로 사용하게 될 경우, 감소율이 줄어들 수 있다(Terrer et al. 2018).

또한 광합성 기관 내 질소 분배는 환경에 크게 영향을 받는다(Sage & Pearcy 1987; Evans & Seemann 1989; Hikosaka 2004; Terashima, Yanagisawa & Sakakibara 2014). 식물은 질소를 효율적으로 분배하여 최대한 생장에 투자하려고 노력하지만(Lukac et al. 2010) 장기간 고농도 CO_2 에 노출되면, 질소 분배가 변하게 된다. 따라서 고농도 CO_2 노출과 점진적 질소 제한 현상이 어떠한 세포내 질소 분배를 통하여 변화하는지 수종별로 검증하는 추가 연구가 필요하다고 판단된다.

대기 중 이산화탄소 농도 증가와 엽중량비, 질소와의 관계

형태적 특성인 엽중량비는 식물이 사용하는 양분을 효과적으로 이용하는 능력을 나타낸다(Hikosaka & Shigeno 2009). 이번 연구에서 CO_2 처리에 따라 수종별 반응이 달랐다. 팔배나무와 상수리나무에서 차이를 보였으며, 소나무와 물푸레나무는 특별한 경향이 없었다(Fig. 4.6). 상수리나무처럼 CO_2 농도가 증가하면 엽중량비가 감소하

는 결과(Peterson et al. 1999; Gutiérrez et al. 2009; Liu et al. 2012)와 팔배나무, 물푸레나무, 소나무처럼 CO₂ 농도 증가와 엽중량비가 같이 증가하는 결과도 있었다(Liberloo et al. 2007; Ghannoum et al. 2010).

엽중량비는 수중에 따라 변이가 있다고 판단된다. 일반적으로 엽중량비 감소는 단위 면적 당 질소 함량을 높여 광합성을 증가 시킨다(Luo, Field & Mooney 1994; Liu et al. 2012). 이번 연구에서도 상수리나무 단위 면적 당 질소와 광합성 능력이 증가하는 경향을 보였으나 엽중량비가 감소하는 다른 수종에서는 감소 경향이 나타나지 않았다(Fig. 4.6).

이산화탄소 시비효과와 점진적 질소 제한

이산화탄소 시비효과로 인한 산림 생태계 생산성 증가는 토양 내 식물이 사용 가능한 질소의 양에 많은 영향을 받는다(Finzi et al. 2007). *Pinus taeda* 임분에서 실시된 실험에 따르면, 현재 대기 중 CO₂ 농도에서 사용 가능한 질소 함량이 2.5gm⁻²에서 4.5 gm⁻² 증가했을 때 생산성이 약 17.6% 증가하였고, CO₂가 처리된 곳에서 3.0gm⁻²에서 5.0 gm⁻² 증가에 따라 약 25% 증가하였다(McCarthy et al. 2010). 이와 유사하게 초본에서도 CO₂ 처리와 질소가 포함된 곳에서 생산성이 약 20~ 25% 증가하였고, 대기 중 CO₂와 질소에서는 8~12% 증가가 보고되었다(Reich et al. 2006). 따라서 생산성 증가에 대한 이산화탄소와 질소 사이의 상호작용이 있는 것으로 보여 진다(Norby et al. 2010).

토양 내 양분이 중요성이 나타나며(Norby et al. 2016), 토양 내 질소 부족 현상이 일어나면(Norby et al. 2010) 대기 중 CO₂ 농도가 증가해도 점진적 질소 제한으로 인해 생산량 감소로 이어지게 된다. 하지만 장기간 실시된 탄소와 질소 시비에도 식물의 생산성 증가에 효과가 없는 결과도 존재한다(Lee, Barrott & Reich 2011).

대기 중 CO₂ 농도 증가는 에너지 소비를 최적화하기 위하여 질소 분배를 변화시키는데, 지상부 광합성에 이용되는 질소는 적어지고 (Van Oosten and Besford, 1994), 지하부의 질소 분배는 주로 근계로 많이 이용된다(Billes et al, 1993). 그러나 이번 연구에서는 CO₂ 증가에 따른 지상부와 지하부 질소 분배에 내용은 제한적이다. 추가적인 연구를 통한 지상부, 지하부 질소 분배 확인 및 정량화가 필요한 것으로 판단된다.

이번 연구에서는 수목이 쓸 수 있는 질소 함량이 매우 낮았기 때문에 탄소 시비효과를 통한 생산성 증가가 장기간 지속되지 못한 것으로 판단된다(Fig. 4.7). 그러나 탄소 시비효과와 점진적 질소 제한을 9년간 생장으로 정량화 하기엔 어려움이 있다. 추가적인 연구를 통해 수종 별 상대 성장식을 개발 후 NPP(Net Primary Production)를 이용한 분석이 추가된다면, 이산화탄소 시비효과와 점진적 질소 제한에 대한 수종별 반응이 기후변화 대응 산림 관리 방안을 마련하는데 기여할 것으로 기대된다.

제 5 장 결 론

이번 연구는 미래 대기 환경인 CO₂ 농도가 증가된 환경에서 우리나라의 자생수종인 소나무, 물푸레나무, 상수리나무, 팔배나무를 9년간 폭로시켜 기후변화로 인한 생리적·형태적 특성 변화에 대하여 조사하고, 이를 통해 점진적 질소 제한의 발생 여부를 확인하였다.

CO₂ 농도 처리로 인한 이산화탄소 시비효과는 폭로 초반 생장의 증가를 가져왔으나 그 이후에는 뚜렷한 차이를 보이지 않았다. 광합성 특성도 장기간 폭로에 저감이 일어났지만 그 시작 시점과 정도는 수종에 따라 차이를 보였다. 이러한 원인으로 잎과 토양 질소 함량을 분석 후, CO₂가 폭로되는 온실에서 유의한 감소를 확인하였다. 온실 내 토양 질소 농도가 낮아서 생산성이 낮아지고 있다고 판단되었다.

결론적으로 식물이 이용하는 질소 감소로 인해 발생하는 점진적 질소제한이 시작되었거나 시작되고 있는 것으로 판단되었다. 수종별 반응 기작이 질소 이용효율 반응과 질소 분배를 구명하는 추가적인 연구가 필요하다고 판단된다.

참 고 문 헌

- Ainsworth, E.A. & Long, S.P. (2005) What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytol*, **165**, 351–371.
- Ainsworth, E.A. & Rogers, A. (2007) The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. *Plant Cell Environ*, **30**, 258–270.
- Cai, C., Li, G., Yang, H., Yang, J., Liu, H., Struik, P.C., Luo, W., Yin, X., Di, L., Guo, X., Jiang, W., Si, C., Pan, G. & Zhu, J. (2018) Do all leaf photosynthesis parameters of rice acclimate to elevated CO₂, elevated temperature, and their combination, in FACE environments? *Glob Chang Biol*, **24**, 1685–1707.
- Cao, L. & Caldeira, K. (2008) Atmospheric CO₂ stabilization and ocean acidification. *Geophysical Research Letters*, **35**.
- Cotrufo, M.F., Ineson, P. & Scott, A. (1998) Elevated CO₂ reduces the nitrogen concentration of plant tissues. *Global Change Biology*, **4**, 43–54.
- Curtis, P.S. & Wang, X. (1998) A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia*, **113**, 299–313.
- Dieleman, W.I., Vicca, S., Dijkstra, F.A., Hagedorn, F., Hovenden, M.J., Larsen, K.S., Morgan, J.A., Volder, A., Beier, C. & Dukes, J.S. (2012) Simple additive effects are rare: a

- quantitative review of plant biomass and soil process responses to combined manipulations of CO₂ and temperature. *Global Change Biology*, **18**, 2681–2693.
- Drake, B.G., González-Meler, M.A. & Long, S.P. (1997) More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO₂? *Annual review of plant biology*, **48**, 609–639.
- Drake, B.G., Leadley, P.W., Arp, W.J., Nassiry, D. & Curtis, P.S. (1989) An open top chamber for field studies of elevated atmospheric CO₂ concentration on saltmarsh vegetation. *Functional Ecology*, 363–371.
- Ellsworth, D.S., Reich, P.B., Naumburg, E.S., Koch, G.W., Kubiske, M.E. & Smith, S.D. (2004) Photosynthesis, carboxylation and leaf nitrogen responses of 16 species to elevated pCO₂ across four free air CO₂ enrichment experiments in forest, grassland and desert. *Global Change Biology*, **10**, 2121–2138.
- Evans, J.R. & Seemann, J.R. (1989) The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: costs, consequences, and control. *Photosynthesis*, 183–205.
- Feng, Z., Rutting, T., Pleijel, H., Wallin, G., Reich, P.B., Kammann, C.I., Newton, P.C., Kobayashi, K., Luo, Y. & Uddling, J. (2015) Constraints to nitrogen acquisition of terrestrial plants under elevated CO₂. *Glob Chang Biol*, **21**, 3152–3168.
- Finzi, A.C., DeLucia, E.H., Hamilton, J.G., Richter, D.D. & Schlesinger, W.H. (2002) The nitrogen budget of a pine forest under free air CO₂ enrichment. *Oecologia*, **132**, 567–578.
- Finzi, A.C., Norby, R.J., Calfapietra, C., Gallet-Budynek, A.,

- Gielen, B., Holmes, W.E., Hoosbeek, M.R., Iversen, C.M., Jackson, R.B. & Kubiske, M.E. (2007) Increases in nitrogen uptake rather than nitrogen-use efficiency support higher rates of temperate forest productivity under elevated CO₂. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 14014–14019.
- Franks, P.J., Adams, M.A., Amthor, J.S., Barbour, M.M., Berry, J.A., Ellsworth, D.S., Farquhar, G.D., Ghannoum, O., Lloyd, J. & McDowell, N. (2013) Sensitivity of plants to changing atmospheric CO₂ concentration: from the geological past to the next century. *New Phytologist*, **197**, 1077–1094.
- Ghannoum, O., Phillips, N.G., Sears, M.A., Logan, B.A., Lewis, J.D., Conroy, J.P. & Tissue, D.T. (2010) Photosynthetic responses of two eucalypts to industrial age changes in atmospheric [CO₂] and temperature. *Plant, Cell & Environment*, **33**, 1671–1681.
- Gutiérrez, E., Gutiérrez, D., Morcuende, R., Verdejo, A.L., Kostadinova, S., Martínez-Carrasco, R. & Pérez, P. (2009) Changes in leaf morphology and composition with future increases in CO₂ and temperature revisited: wheat in field chambers. *Journal of plant growth regulation*, **28**, 349–357.
- Hagedorn, F., Bucher, J.B., Tarjan, D., Rusert, P. & Bucher-Wallin, I. (2000) Responses of N fluxes and pools to elevated atmospheric CO₂ in model forest ecosystems with acidic and calcareous soils. *Plant and Soil*, **224**, 273–286.
- Harley, P., Thomas, R., Reynolds, J. & Strain, B. (1992) Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant, Cell & Environment*, **15**, 271–282.

- Harrison, J.A., Maranger, R.J., Alexander, R.B., Giblin, A.E., Jacinthe, P.-A., Mayorga, E., Seitzinger, S.P., Sobota, D.J. & Wollheim, W.M. (2009) The regional and global significance of nitrogen removal in lakes and reservoirs. *Biogeochemistry*, **93**, 143–157.
- Hebeisen, T., LÜSCHER, A., Zanetti, S., Fischer, B., Hartwig, U., Frehner, M., Hendrey, G., Blum, H. & NÖSBERGER*, J. (1997) Growth response of *Trifolium repens* L. and *Lolium perenne* L. as monocultures and bi species mixture to free air CO₂ enrichment and management. *Global Change Biology*, **3**, 149–160.
- Hendrey, G.R., Ellsworth, D.S., Lewin, K.F. & Nagy, J. (1999) A free air enrichment system for exposing tall forest vegetation to elevated atmospheric CO₂. *Global Change Biology*, **5**, 293–309.
- Hikosaka, K. (2004) Interspecific difference in the photosynthesis–nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. *J Plant Res*, **117**, 481–494.
- Hikosaka, K. & Shigeno, A. (2009) The role of Rubisco and cell walls in the interspecific variation in photosynthetic capacity. *Oecologia*, **160**, 443–451.
- Hocking, P. & Meyer, C. (1991) Effects of CO₂ enrichment and nitrogen stress on growth, and partitioning of dry matter and nitrogen in wheat and maize. *Functional Plant Biology*, **18**, 339–356.
- Hofmockel, K.S., Gallet Budynek, A., McCarthy, H.R., Currie, W.S., Jackson, R.B. & Finzi, A. (2011) Sources of increased N uptake in forest trees growing under elevated

- CO₂: results of a large scale 15N study. *Global Change Biology*, **17**, 3338–3350.
- Huang, J.-G., Bergeron, Y., Denneler, B., Berninger, F. & Tardif, J. (2007) Response of forest trees to increased atmospheric CO₂. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **26**, 265–283.
- Hungate, B.A., Dijkstra, P., Wu, Z., Duval, B.D., Day, F.P., Johnson, D.W., Megonigal, J.P., Brown, A.L. & Garland, J.L. (2013) Cumulative response of ecosystem carbon and nitrogen stocks to chronic CO₂ exposure in a subtropical oak woodland. *New Phytologist*, **200**, 753–766.
- Hungate, B.A., Dukes, J.S., Shaw, M.R., Luo, Y. & Field, C.B. (2003) Nitrogen and climate change. *Science*, **302**, 1512–1513.
- Kimball, B. & Idso, S. (1983) Increasing atmospheric CO₂: effects on crop yield, water use and climate. *Agricultural water management*, **7**, 55–72.
- Körner, C. (2006) Plant CO₂ responses: an issue of definition, time and resource supply. *New Phytologist*, **172**, 393–411.
- Leadley, P.W. & Drake, B.G. (1993) Open top chambers for exposing plant canopies to elevated CO₂ concentration and for measuring net gas exchange. *CO₂ and biosphere*, pp. 3–16. Springer.
- Lee, T.D., Barrott, S.H. & Reich, P.B. (2011) Photosynthetic responses of 13 grassland species across 11 years of free air CO₂ enrichment is modest, consistent and independent of N supply. *Global Change Biology*, **17**, 2893–2904.
- Leuzinger, S. & Hättenschwiler, S. (2013) Beyond global change: lessons from 25 years of CO₂ research. *Oecologia*, **171**,

639–651.

- Liberloo, M., Tulva, I., Raim, O., Kull, O. & Ceulemans, R. (2007) Photosynthetic stimulation under long term CO₂ enrichment and fertilization is sustained across a closed Populus canopy profile (EUROFACE). *New Phytologist*, **173**, 537–549.
- Liu, J., Zhang, D., Zhou, G. & Duan, H. (2012) Changes in leaf nutrient traits and photosynthesis of four tree species: effects of elevated [CO₂], N fertilization and canopy positions. *Journal of Plant Ecology*, **5**, 376–390.
- Long, S.P., Ainsworth, E.A., Rogers, A. & Ort, D.R. (2004) Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. *Annu Rev Plant Biol*, **55**, 591–628.
- Lukac, M., Calfapietra, C., Lagomarsino, A. & Loreto, F. (2010) Global climate change and tree nutrition: effects of elevated CO₂ and temperature. *Tree Physiol*, **30**, 1209–1220.
- Luo, Y., Field, C. & Mooney, H. (1994) Predicting responses of photosynthesis and root fraction to elevated [CO₂] a: interactions among carbon, nitrogen, and growth. *Plant, Cell & Environment*, **17**, 1195–1204.
- Luo, Y., Su, B., Currie, W.S., Dukes, J.S., Finzi, A., Hartwig, U., Hungate, B., McMurtrie, R.E., Oren, R. & Parton, W.J. (2004) Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. *AIBS Bulletin*, **54**, 731–739.
- McCarthy, H.R., Oren, R., Johnsen, K.H., Gallet Budynek, A., Pritchard, S.G., Cook, C.W., LaDeau, S.L., Jackson, R.B. & Finzi, A.C. (2010) Re assessment of plant carbon

- dynamics at the Duke free air CO₂ enrichment site: interactions of atmospheric [CO₂] with nitrogen and water availability over stand development. *New Phytologist*, **185**, 514–528.
- McKane, R.B., Rastetter, E.B., Shaver, G.R., Nadelhoffer, K.J., Giblin, A.E., Laundre, J.A. & Chapin, F.S. (1997) Climatic effects on tundra carbon storage inferred from experimental data and a model. *Ecology*, **78**, 1170–1187.
- Miglietta, F., Peressotti, A., Vaccari, F.P., Zaldei, A., DeAngelis, P. & Scarascia Mugnozza, G. (2001) Free air CO₂ enrichment (FACE) of a poplar plantation: the POPFACE fumigation system. *New Phytologist*, **150**, 465–476.
- Norby, R.J., De Kauwe, M.G., Domingues, T.F., Duursma, R.A., Ellsworth, D.S., Goll, D.S., Lapola, D.M., Luus, K.A., MacKenzie, A.R. & Medlyn, B.E. (2016) Model - data synthesis for the next generation of forest free air CO₂ enrichment (FACE) experiments. *New Phytologist*, **209**, 17–28.
- Norby, R.J., DeLucia, E.H., Gielen, B., Calfapietra, C., Giardina, C.P., King, J.S., Ledford, J., McCarthy, H.R., Moore, D.J. & Ceulemans, R. (2005) Forest response to elevated CO₂ is conserved across a broad range of productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 18052–18056.
- Norby, R.J., Warren, J.M., Iversen, C.M., Medlyn, B.E. & McMurtrie, R.E. (2010) CO₂ enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. *Proc Natl Acad Sci U S A*, **107**, 19368–19373.
- Norby, R.J., Wullschleger, S.D., Gunderson, C.A., Johnson, D.W.

- & Ceulemans, R. (1999) Tree responses to rising CO₂ in field experiments: implications for the future forest. *Plant, Cell & Environment*, **22**, 683–714.
- Norby, R.J. & Zak, D.R. (2011) Ecological lessons from free-air CO₂ enrichment (FACE) experiments. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, **42**.
- Oishi, A.C., Palmroth, S., Butnor, J.R., Johnsen, K.H. & Oren, R. (2013) Spatial and temporal variability of soil CO₂ efflux in three proximate temperate forest ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology*, **171**, 256–269.
- Oren, R., Ellsworth, D.S., Johnsen, K.H., Phillips, N., Ewers, B.E., Maier, C., Schäfer, K.V., McCarthy, H., Hendrey, G. & McNulty, S.G. (2001) Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO₂-enriched atmosphere. *Nature*, **411**, 469.
- Pérez, P., Morcuende, R., del Molino, I.M.n. & Martínez-Carrasco, R. (2005) Diurnal changes of Rubisco in response to elevated CO₂, temperature and nitrogen in wheat grown under temperature gradient tunnels. *Environmental and Experimental Botany*, **53**, 13–27.
- Peterson, A., Ball, J., Luo, Y., Field, C., Curtis, P., Griffin, K., Gunderson, C., Norby, R., Tissue, D. & Forstreuter, M. (1999a) Quantifying the response of photosynthesis to changes in leaf nitrogen content and leaf mass per area in plants grown under atmospheric CO₂ enrichment. *Plant, Cell & Environment*, **22**, 1109–1119.
- Peterson, A.G., Ball, J.T., Luo, Y., Field, C.B., Reich, P.B., Curtis, P.S., Griffin, K.L., Gunderson, C.A., Norby, R.J. & Tissue, D.T. (1999b) The photosynthesis - leaf nitrogen relationship

- at AAx1 and elevated atmospheric carbon dioxide: A meta analysis. *Global Change Biology*, **5**, 331–346.
- Pettersson, R. & McDonald, A.J.S. (1994) Effects of nitrogen supply on the acclimation of photosynthesis to elevated CO₂. *Photosynthesis Research*, **39**, 389–AAx1.
- Prentice, I.C., Farquhar, G., Fasham, M., Goulden, M., Heimann, M., Jaramillo, V., Kheshgi, H., LeQuéré, C., Scholes, R. & Wallace, D.W. (2001) The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. Cambridge University Press.
- Reich, P.B., Hobbie, S.E., Lee, T., Ellsworth, D.S., West, J.B., Tilman, D., Knops, J.M., Naeem, S. & Trost, J. (2006) Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO₂. *Nature*, **440**, 922–925.
- Rütting, T. (2017) Nitrogen mineralization, not N₂ fixation, alleviates progressive nitrogen limitation - Comment on “Processes regulating progressive nitrogen limitation under elevated carbon dioxide: a meta-analysis” by Liang et al. (2016). *Biogeosciences*, **14**, 751–754.
- Sage, R.F. & Percy, R.W. (1987) The nitrogen use efficiency of C₃ and C₄ plants: II. Leaf nitrogen effects on the gas exchange characteristics of *Chenopodium album* (L.) and *Amaranthus retroflexus* (L.). *Plant Physiology*, **84**, 959–963.
- Saxe, H., Ellsworth, D.S. & Heath, J. (1998) Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere. *The New Phytologist*, **139**, 395–436.
- Schimel, D., Stephens, B.B. & Fisher, J.B. (2015) Effect of increasing CO₂ on the terrestrial carbon cycle.

- Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**, 436–441.
- Sharkey, T.D. (2016) What gas exchange data can tell us about photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, **39**, 1161–1163.
- Stocker, T., Qin, D., Plattner, G., Tignor, M., Allen, S., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V. & Midgley, P. (2013) IPCC, 2013: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 1535 pp. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK, and New York.
- Talhelm, A.F., Pregitzer, K.S., Kubiske, M.E., Zak, D.R., Campy, C.E., Burton, A.J., Dickson, R.E., Hendrey, G.R., Isebrands, J.G. & Lewin, K.F. (2014) Elevated carbon dioxide and ozone alter productivity and ecosystem carbon content in northern temperate forests. *Global Change Biology*, **20**, 2492–2504.
- Taylor, G., Ceulemans, R., Ferris, R., Gardner, S. & Shao, B. (2001) Increased leaf area expansion of hybrid poplar in elevated CO₂. From controlled environments to open-top chambers and to FACE. *Environmental Pollution*, **115**, 463–472.
- Terashima, I., Yanagisawa, S. & Sakakibara, H. (2014) Plant responses to CO₂: background and perspectives. *Plant Cell Physiol*, **55**, 237–240.
- Terrer, C., Vicca, S., Stocker, B.D., Hungate, B.A., Phillips, R.P., Reich, P.B., Finzi, A.C. & Prentice, I.C. (2018) Ecosystem responses to elevated CO₂ governed by plant–soil interactions and the cost of nitrogen acquisition. *New*

- Phytol*, **217**, 507–522.
- Wang, M., Shi, S., Lin, F., Hao, Z., Jiang, P. & Dai, G. (2012) Effects of soil water and nitrogen on growth and photosynthetic response of Manchurian ash (*Fraxinus mandshurica*) seedlings in northeastern China. *PLoS One*, **7**, e30754.
- Wang, Y.P. & Houlton, B.Z. (2009) Nitrogen constraints on terrestrial carbon uptake: Implications for the global carbon climate feedback. *Geophysical Research Letters*, **36**.
- Yin, X. (2002) Responses of leaf nitrogen concentration and specific leaf area to atmospheric CO₂ enrichment: a retrospective synthesis across 62 species. *Global Change Biology*, **8**, 631–642.
- Zaehle, S., Medlyn, B.E., De Kauwe, M.G., Walker, A.P., Dietze, M.C., Hickler, T., Luo, Y., Wang, Y.P., El-Masri, B., Thornton, P., Jain, A., Wang, S., Warlind, D., Weng, E., Parton, W., Iversen, C.M., Gallet-Budynek, A., McCarthy, H., Finzi, A., Hanson, P.J., Prentice, I.C., Oren, R. & Norby, R.J. (2014) Evaluation of 11 terrestrial carbon-nitrogen cycle models against observations from two temperate Free-Air CO₂ Enrichment studies. *New Phytol*, **202**, 803–822.
- Zak, D.R., Holmes, W.E., White, D.C., Peacock, A.D. & Tilman, D. (2003) Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: are there any links? *Ecology*, **84**, 2042–2050.
- 이재천, 김두현, 김길남, 김판기 & 한심희 (2012) 수목의 장기 기후변화 연구시설: CO₂ 폭로용 상부 개방형 온실. *한국농림기상학회지*, **14**, 19–27.

Abstract

Species-Specific morphological and physiological responses of four Korean native trees species under Elevated CO₂ Concentration - Evidence of Progressive Nitrogen Limitation -

Song Wookyung

Major in Forest Environment Science

Department of Forest Sciences

The Graduate School

Seoul National University

CO₂ fertilization effect increase productivity and enhanced productivity may lead to decrease soil N availability, which cause Progressive Nitrogen Limitation; PNL. PNL is thought to decrease the amount of N accessible to tree therefore stimulation of net growth may not last in long term. For the last 9 years, studies on the morphological and physiological characteristics were carried out for four tree species (*Pinus densiflora*, *Quercus acutissima*, *Sorbus alnifolia* and *Fraxinus rhynchophylla*) which are representative native species of Korea. Exposing these trees

to the elevated CO₂ for a long time, to quantify the CO₂ fertilization effect on the growth and physiological characteristics of the species. It was carried out to determine whether the enhanced productivity was a temporary result of PNL or a continuous increase in productivity. Since the exposure of elevated CO₂ concentration inside the chamber, from 2010 to 2017, we accumulated diameter growth and height growth every year and analyzed current diameter and height. The current diameter in all species is larger in three chambers caused by elevated CO₂ concentration than AAx1 control site. There was no significant difference in annual diameter growth by elevated CO₂ in all species since 2012. In the case of current height, the difference due to CO₂ was found in all species except *Q. acutissima*. Similar to diameter growth, there was no difference in annual height growth due to CO₂ after 2012, except for *P. densiflora* in 2013. The maximum rate of photosynthesis difference occurred only in 2013 at the chambers depending on CO₂ level. The maximum carboxylase activity of Rubisco was not different at the beginning of CO₂ exposure, but we found down-regulation of $V_{c_{max}}$ under elevated CO₂ started after 2016. Similar to the $V_{c_{max}}$, the maximum capacity for photosynthetic electron transport decreased with long term CO₂ exposure. Leaf Mass per Area was generally higher in elevated CO₂ level chamber whereas *Q. acutissima* was lower than the AAx1 site. The leaf total nitrogen has no difference at the beginning of CO₂ exposure. However, it was decreased with CO₂ level after 2016. We also analyzed soil nitrogen content of 2017. The soil nitrogen concentration in three chambers was remarkably low than AAx1 site and the difference was about 36%. Our results may indicate the reduction

of total leaf N content and soil total N by PNL limited CO₂ fertilization effect in Korean forests.

keywords : CO₂ fertilization effect, Progressive Nitrogen Limitation, Open Top Chamber, Photosynthesis, Nitrogen
Student Number : 2016-22739